Aus der Abteilung Physiologische Ökologie am Institut für Biologie III (Lehrstuhl Zoophysiologie) der Universität Tübingen

Wärme- und Energiehaushalt bei Halbaffen (Prosimiae)

von

E. F. MÜLLER

Einleitung

Die ersten Messungen von Körpertemperaturen bei Halbaffen wurden bereits zu Beginn unseres Jahrhunderts von Brown (1909) durchgeführt. Fox (1923) und Wislocki (1933) fügten später weitere Werte hinzu. Diese frühen Untersuchungen ergaben keine Hinweise auf Unterschiede im Niveau der Körpertemperatur zwischen Halbaffen und der Mehrzahl der übrigen Säugetiere.

Zur gleichen Zeit erschienen aber auch Berichte über winterschlafähnliche Zustände bei Katzen- und Mausmakis (Gattungen *Cheirogaleus* und *Microcebus*) auf Madagaskar (Grandidier, 1902; Kaudern, 1914), die durch spätere Beobachtungen gestützt wurden (Weidholz, 1932). Trotz dieses bei Affen einmaligen Phänomens wurden Untersuchungen über die Temperaturregulation noch lange Zeit ausschließlich an höheren Primaten durchgeführt. Erst zu Beginn der 50er Jahre erinnerte man sich wieder an die alten Berichte, und damit begann ein intensives Studium des Wärmehaushaltes von Halbaffen.

In Frankreich registrierten Bourlière und Petter-Rousseaux (1953) über fast vier Monate die Rektaltemperaturen von Maus- und Katzenmakis und kamen zu dem Schluß, daß diese Arten nur über eine unvollkommene Temperaturregulation verfügen. Sie fanden, daß die Rektaltemperaturen fast immer unter 36 °C lagen und annähernd den Schwankungen der Umgebungstemperatur folgten. Im Frühjahr näherte sich die Körpertemperatur sogar den herrschenden Außentemperaturen (Rektaltemperatur eines Männchens 18,5 °C bei 14 °C Lufttemperatur).

Bei einer anderen Gruppe der Halbaffen, den Lorisiformes, führte erstmals Eisentraut (1956 a, b; 1960; 1961) gezielte Experimente über die temperaturregulatorischen Fähigkeiten der Lorisidae und Galagidae durch. Auf Grund der relativ niedrigen Durchschnittswerte und der großen Schwankungsbreite der Rektaltemperatur stellte er die Loris zu den „niederen Warmblütern"; ein Schlanklori (*Loris tardigradus*) geriet während eines nahezu eintägigen Aufenthalts bei 0 °C in tiefe Hypothermie (Rektaltemperatur 14,8 °C), konnte

aber bei Zimmertemperatur seine Körpertemperatur selbständig wieder auf über 30 ° C erhöhen. Die Galagos rechnete Eisentraut dagegen zu den ,,höheren Warmblütern'', da sie eine hohe Aktivitätstemperatur (über 36 ° C) mit einer nur geringen Schwankungsbreite aufwiesen. Ein Weibchen hatte selbst nach vier Tagen bei 3 ° C noch eine Körpertemperatur von 36,8 ° C.

Diese ersten Arbeiten über den Wärmehaushalt bei Halbaffen gaben den Anstoß zu einer Reihe weiterer Untersuchungen, die sich nun auch mit dem Energiestoffwechsel als Grundlage der Wärmeproduktion beschäftigten. Vor allem in den letzten zehn Jahren wurden in mehreren Arbeitsgruppen umfangreiche Untersuchungen durchgeführt. Ziel dieser Übersicht ist, die jetzt vorliegenden Ergebnisse zusammenzufassen und auf ihrer Basis eine Interpretation des Wärme- und Energiehaushaltes der Halbaffen zu versuchen.

Verwendete Abkürzungen:

KT = Körpertemperatur
RT = Rektaltemperatur
UT = Umgebungstemperatur
M = Stoffwechsel (O_2-Verbrauch)
BMR = Basalstoffwechsel
TNZ = Thermische Neutralzone
RQ = Respiratorischer Quotient
C = Wärmedurchgangszahl (thermal conductance)
PC = Pulmocutane Wasserabgabe
HF = Herzfrequenz
AF = Atemfrequenz
W = Körpermasse

Wärme- und Energiehaushalt

1) Variationsbreite und diurnale Schwankungen der Körpertemperatur

In Tabelle 1 sind alle mir bekannten Daten über Körpertemperaturen von Halbaffen zusammengestellt (die Tupaias werden in dieser Übersicht ungeachtet ihrer umstrittenen systematischen Stellung als Primaten betrachtet). Es wurden nur Werte aufgenommen, die entweder unter Freilandbedingungen oder bei mittleren Umgebungstemperaturen (ca. 15—31 ° C) erhalten wurden. Falls aus den zitierten Arbeiten ersichtlich, wurde außerdem angegeben, ob die Messungen während der Ruhe- oder der Aktivitätsperiode der verschiedenen Arten vorgenommen wurden.

Die Ergebnisse der jüngeren Untersuchungen bestätigen im wesentlichen die Befunde von Bourlière und Mitarbeitern (1953, 1956) und von Eisentraut (1956 a, b; 1960; 1961). Bei den Vertretern der Cheirogaleidae treten zu bestimmten Jahreszeiten Lethargiezustände auf, wobei sich die Körpertemperatur bis auf wenige Grade der Umgebungstemperatur nähert. Während der restlichen Jahreszeit liegt die Körpertemperatur der Maus- und Katzenmakis in der Regel über 35 ° C (Russell 1974/75; Chevillard, 1976; Andriantsiferana & Rahandraha, 1973 b). Auf die lethargischen Zustände der Cheirogaleidae wird in einem eigenen Abschnitt eingegangen.

Tabelle 1: Körpertemperatur bei Halbaffen.

Spezies	Umgebungs-temperatur (° C)	Ruhe-(R) bzw. Aktivitäts-phase (A)	Körpertemperatur (° C) Bereich	Mittelwert	Quelle
Cheirogaleus					
Ch. major	20—27	—	25—32	—	Bourlière et al. (1956)
Ch. medius	20—27	—	21—32	—	dto.
Ch. m.[1])	18—24	R	—	35,9±1,1	Russell (1974/75)
Ch. m.[1])	18—24	A	—	37,5±0,5	dto.
Ch. m.[2])	18—24	R	—	25,0±3,7	dto.
Ch. m.[2])	18—24	A (schlafend)	—	24,5±3,0	dto.
Ch. m.[2])	18—24	A (wach)	—	34,5±1,6	dto.
Ch. m.[2])	18—24	A (aktiv)	—	36,1±0,5	dto.
Galago					
G. alleni	—	A	37,4—38,6	37,8	Vincent (1978)
G. a. (subadult)	—	A	37,6—38,6	38,1	dto.
G. crassicaudatus	—	R	37,1	—	Brown (1909)
G. c.	25	R	35,6—37,9	36,6±0,5	Müller & Jaksche (1980)
G. c.	25	A	37,1—38,3	37,7±0,3	dto.
G. demidovii	26	R	36,7—37,8	37,2±0,3	Dobler (1978, 1982)
G. d.	26	A	37,1—38,0	37,8±0,3	dto.
G. elegantulus	—	A	34,0—38,6	37,2	Vincent (1978)
G. e. (subadult)	—	A	35,0—38,2	36,8	dto.
G. senegalensis	—	A	39,2	—	Brown (1909)
G. s.	—	R	38,1	—	dto.
G. s.	—	A	37,2—38,6	—	Eisentraut (1961)
G. s.	—	R	36,0—37,2	—	dto.

Tabelle 1 (Fortsetzung)

Spezies	Umgebungs-temperatur (° C)	Ruhe-(R) bzw. Aktivitäts-phase (A)	Körpertemperatur (° C) Bereich	Mittelwert	Quelle
G. s. senegalensis	26	R	35,3—37,8	36,0±0,4	Dobler (1978, 1982)
G. s. s.	26	A	37,3—38,0	37,7±0,2	dto.
G. s. moholi	26	R	36,0—37,5	36,8±0,5	dto.
G. s. m.	26	A	37,2—38,4	37,9±0,4	dto.
Hapalemur					
H. griseus	20—27	—	32—36	—	Bourlière et al. (1956)
Lemur					
L. varius[3]) (= *variegatus*)	—	R	37,7—37,8	—	Brown (1909)
L. v.[3])	—	A	38,2—38,9	—	dto.
L. v.[4])	—	R	37,9—38,0	—	dto.
L. v.[4])	—	A	37,8—38,2	—	dto.
Loris					
L. tardigradus	20—22	A	32,7—36,2 [5])	—	Eisentraut (1961)
L. t.	20—22	A	30,4—35,0	—	dto.
Microcebus					
M. murinus	20—27	—	25—34	—	Bourlière et al (1956)
M. m.[6])	18—24	R	—	35,9±2,2	Russell (1974/75)
M. m.[6])	18—24	A	—	38,2±0,5	dto.
M. m.[7])	18—24	R	—	26,3±3,5	dto.
M. m.[7])	18—24	A (wach)	—	35,4±0,6	dto.

Tabelle 1 (Fortsetzung)

Spezies	Umgebungs-temperatur (° C)	Ruhe-(R) bzw. Aktivitäts-phase (A)	Körpertemperatur (° C)		Quelle
			Bereich	Mittelwert	
M. m.[7])	18—24	A (aktiv)	—	37,5±1,0	dto.
M. m.[8])	18—24	R	—	22,5±3,6	dto.
M. m.[8])	18—24	A (schlafend)	—	25,6±3,9	dto.
M. m.[8])	18—24	A (wach)	—	34,6±1,6	dto.
M. m.[8])	18—24	A (aktiv)	—	36,1±1,2	dto.
M. m.[9])	18—24	R	21,7—38,2	—	Chevillard (1976)
M. m.	18—24	R	34,8—37,6	—	dto.
M. m.	18—24	A	36,6—37,9	—	dto.
M. m.	15—25	—	22—39	—	Andriantsiferana & Rahandraha (1973b)
Nycticebus					
N. coucang	—	—	28,4—36,6	34,1	Eisentraut (1956b)
N. c.	—	A	34,9	—	Rudd (1966)
N. c.	20—31	R	33,3—35,4	—	Whittow et al. (1977a)
N. c.	23,9—26,7	R	34,1—36,3	35,3	Whittow et al. (1977b)
N. c.	24,2—25,4	A	35,1—36,3	35,7	dto.
N. c.	25	—	33,0—37,0	—	Müller (1979)
N. c.	25	R	—	35,1	dto.
N. c.	25	A	—	36,0	dto.
Perodicticus					
P. potto	17—23	—	32,2—35,2[10])	33,7[10])	Eisentraut (1956b)
P. p.	20—27	—	30—35	—	Bourlière et al. (1956)
P. p.	27—31,5	R	35,2—37,8	—	Wislocki (1933)

Tabelle 1 (Fortsetzung)

Spezies	Umgebungs-temperatur (° C)	Ruhe-(R) bzw. Aktivitäts-phase (A)	Körpertemperatur (° C)		Quelle
			Bereich	Mittelwert	
P. p.	—	R	36,3—36,7	—	Brown (1909)
P. p.	—	A	37,3—37,8	—	dto.
P. p.	26—29	R	35,0—37,1	—	Hildwein & Goffart (1975)
P. p.	21—23,5	—	35,7—37,0	—	Suckling & Suckling (1971)
Ptilocercus					
P. lowii	28,7—30,8	R	35,1—36,1	35,7	Whittow & Gould (1976)
P. l.	28,7—30,8	A	37,1—38,1	37,4	dto.
Tupaia					
T. belangeri	25	A	35,8—42,4	39,9±1,2	Weigold (1979)
T. b.	25	R	33,5—39,4	36,1±1,2	dto.
T. glis	20—28	R	33,5—36,0	—	Bradley & Hudson (1974)
T. g.	20—28	A	35,9—38,5	—	dto.
T. g.	23,6—27,3	A	37,9—39,8	38,5	Whittow et al. (1977b)
T. g.	24	R	35,0—35,5	—	Tsuji et al. (1981)
T. g.	24	A	39,0—40,0	—	dto.

[1]) März—April in USA; [2]) September—Dezember in USA; [3])April; [4]) Juli; [5]) Brust- bzw. Achseltemperaturen; [6]) März—April in USA; [7]) September—Dezember in USA, 3 junge Männchen; [8])September—Dezember in USA, adulte Tiere; [9]) Jahresperiodik auf 9 Monate verkürzt; [10]) Durch Andrücken des Thermometers an den Körper gemessen.

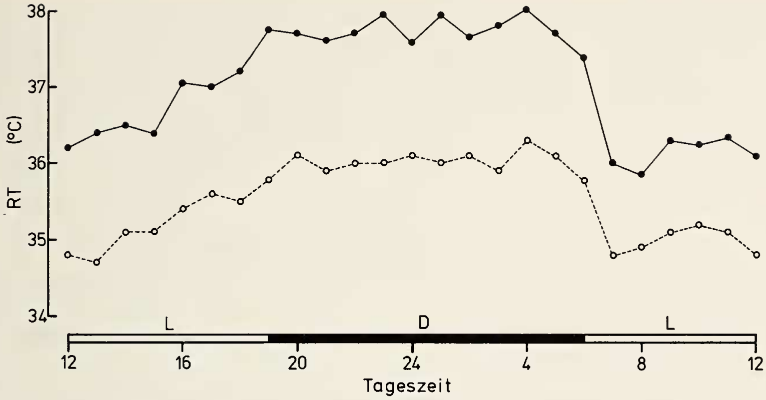


Abb. 1: Tagesverlauf der Rektaltemperatur (Stundenmittelwerte) beim Riesengalago (●—●—●) und beim Plumplori (o---o---o), L:D 13:11; nach Müller (1979) und Müller & Jaksche (1980).

Von den anderen Halbaffen auf Madagaskar liegen nur sehr wenige Werte vor, die noch keine endgültige Beurteilung erlauben. Vermutlich entspricht ihre Körpertemperatur weitgehend dem normalen Säugetierniveau. Überraschungen sind aber nicht auszuschließen, wie die relativ niedrige Körpertemperatur (32—36 ° C) beim Grauen Halbmaki (*Hapalemur griseus*) andeutet.

Bei den Buschbabies gibt es Werte von fast allen Arten. Mit Ausnahme des Westlichen Kielnagelgalagos (*Galago elegantulus*), bei dem die Körpertemperatur selbst während der Aktivitätsperiode nur 34 ° C betragen kann, liegen bei den Galagos die Körpertemperaturen meist über 36 ° C.

Eine größere Schwankungsbreite der Körpertemperatur zeigen die Lorisidae. Zwar liegt auch bei ihnen die Aktivitätstemperatur zwischen 35 und 37 ° C, während der Ruheperiode aber kann die Körpertemperatur deutlich unter 35 ° C sinken.

Sehr groß ist die Variationsbreite der Körpertemperatur auch bei den tagaktiven Spitzhörnchen. Bradley & Hudson (1974) sowie Weigold (1979) fanden bei ihnen Unterschiede von 5 bzw. 8,9 ° C zwischen den niedrigsten Ruhe- und den höchsten Aktivitätstemperaturen.

Bei allen bisher untersuchten Halbaffen folgt die Körpertemperatur einem deutlichen 24-Stunden-Rhythmus. Vollständige, in Abständen von 60 Minuten ermittelte Tageszyklen liegen von *Tupaia belangeri* (Weigold, 1979), *Galago senegalensis*, *Galago demidovii* (Dobler, 1978, 1982), *Galago crassicaudatus* (Müller & Jaksche, 1980) und *Nycticebus coucang* (Müller, 1979) vor.

Für die nachtaktiven Loris und Galagos ist dabei ein allmählicher Anstieg der Körpertemperatur im Laufe des Nachmittags typisch, bis mit Beginn der

Dunkelheit ein erster Gipfel erreicht wird. Im Verlauf der Nacht folgen je nach Aktivitätsmuster der einzelnen Arten ein bis mehrere weitere Gipfel. In der Regel tritt ein ausgeprägtes Maximum in den letzten Nachtstunden auf; dies steht im Einklang mit dem für einige Halbaffen beschriebenen Aktivitätsmuster nach dem Alternans-Typ (Seitz, 1967; Welker, 1977). Mit Tagesanfang erfolgt bei den Loris und Galagos ein rascher Abfall der Körpertemperatur auf die niedrigeren Schlafwerte. Als Beispiele seien hier der Temperaturverlauf beim Plumplori und beim Riesengalago dargestellt (Abb. 1).

Der Temperaturgang der tagaktiven Tupaias zeigt ein anderes Muster: Bei ihnen bleibt die Körpertemperatur während der ganzen Nacht auf einem niedrigen Niveau und steigt bei Tagesanfang sehr rasch auf die wesentlich höheren Aktivitätswerte an (Weigold, 1979). Mit Hilfe von implantierten Temperatursendern gelang es Tsuji et al. (1981) auch, eine ultradiane Schwankung der Körpertemperatur im Zusammenhang mit der lokomotorischen Aktivität nachzuweisen. Die Periodenlänge beträgt dabei 3—4 Stunden (Abb. 2).

Über jahresrhythmische Schwankungen im Niveau der Körpertemperatur ist außer bei den Cheirogaleidae nichts bekannt; hierauf wird im Abschnitt über lethargische Zustände eingegangen.

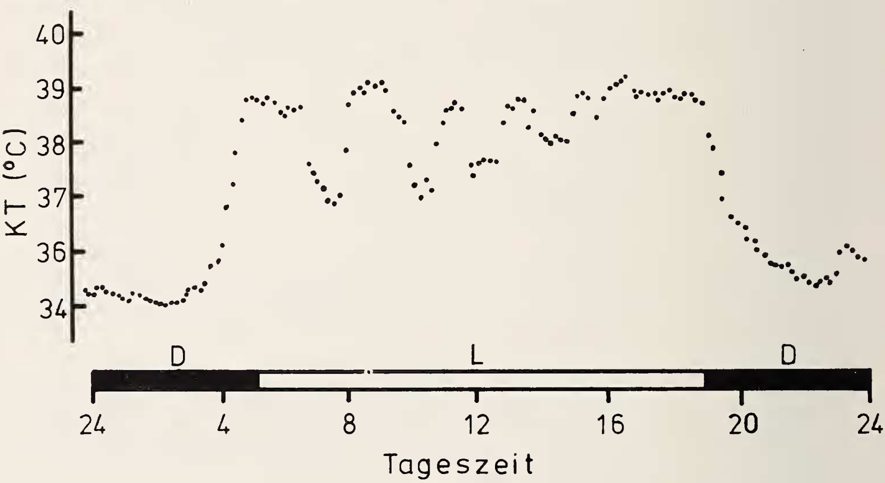


Abb. 2: Telemetrisch registrierter Verlauf der Körpertemperatur über 24 Stunden bei einem Männchen von *Tupaia glis* (L:D 14:10); nach Tsuji et al. (1981).

2) Thermische Neutralzone und basale Wärmebildung

Als thermische Neutralzone (TNZ) einer homoiothermen Tierart wird der Bereich der Umgebungstemperatur angesehen, in dem diese Art ihre Körpertemperatur mit dem geringsten Energieaufwand auf dem normalen Niveau regulieren kann. Die TNZ wird nach oben und unten durch die obere bzw. untere kritische Temperatur begrenzt.

Der Minimalstoffwechsel wird als Basalstoffwechsel (BMR) bezeichnet. Bei seiner Bestimmung muß sich das nüchterne Versuchstier in völliger Ruhe in einer möglichst streßfreien Testsituation befinden; wegen der ausgeprägten tagesperiodischen Schwankungen der Körpertemperatur sollten die Versuche während der Ruheperiode der jeweiligen Art durchgeführt werden. Die Höhe des Basalstoffwechsels wird in der Regel über den Sauerstoffverbrauch ermittelt.

a) Sauerstoffverbrauch

In Tabelle 2 sind die mir bekannten Daten über den Bereich der thermischen Neutralzone und die Höhe des Basalstoffwechsels bei Halbaffen aufgeführt. Nicht aufgenommen wurden Messungen, die erkennbar außerhalb der thermischen Neutralzone der betreffenden Art durchgeführt wurden. Da die Höhe des Basalstoffwechsels in Beziehung zum Körpergewicht steht, wurde zusätzlich eine Spalte aufgenommen, in der der BMR in Prozent des gewichtsspezifischen Erwartungswertes ausgedrückt ist. Dies erlaubt einen Vergleich der Werte untereinander.

Bei allen bisher untersuchten Halbaffenarten liegt der BMR mehr oder weniger deutlich unter dem gewichtsspezifischen Erwartungswert. Bei den Spitzhörnchen beträgt diese Reduktion 20—40 % (die höheren Werte bei *Tupaia chinensis* und *Urogale everetti* wurden wahrscheinlich während der Aktivitätsperiode gemessen). Bei nicht lethargischen Mausmakis (*Microcebus murinus*) wurde ein bis zu 35 % reduzierter BMR gemessen. Ein sehr einheitliches Bild bieten die Buschbabies: In dieser Familie liegt der BMR um 15—30 % unter dem Erwartungswert. Die stärkste Reduktion (und damit die geringste basale Wärmebildung) findet sich bei den Lorisidae; die niedrigsten Werte wurden beim Plumplori (*Nycticebus coucang*) gemessen: Bei dieser Art liegt der Basalstoffwechsel um 60 % unter dem gewichtsspezifischen Erwartungswert.

Die thermische Neutralzone liegt bei allen Arten innerhalb eines Bereichs von 25—37 °C. Dabei haben die größeren Arten wie Plumplori, Potto (*Perodicticus potto*) und Riesengalago (*Galago crassicaudatus*) eine niedrigere untere kritische Temperatur (25 °C) als die kleineren Spitzhörnchen, Mausmakis und Galagos (28—30 °C). Die oberen kritischen Temperaturen liegen dagegen bei den kleineren Arten in einem etwas höheren Bereich der Umgebungstemperatur. Die unterschiedlichen Angaben über die TNZ beim Plumplori können zum Teil ebenfalls durch die großen Gewichtsunterschiede der Versuchstiere erklärt werden.

b) Jahresperiodische Schwankungen im Niveau des BMR

Über jahresperiodische Veränderungen in der Höhe des Basalstoffwechsels ist bei Halbaffen noch wenig bekannt. Untersuchungen am Zwerggalago (*Galago demidovii*) deuten jedoch darauf hin, daß solche bei einigen Arten existieren (Perret, 1978). Leider wurden diese Experimente bei einer Umgebungstemperatur außerhalb der TNZ dieser Art durchgeführt, so daß man nicht von

Tabelle 2: Thermische Neutralzonen (TNZ) und Basalstoffwechsel (BMR) bei Halbaffen. Klammern bedeuten, daß die Messungen nur punktuell durchgeführt wurden und wahrscheinlich nicht den gesamten Bereich der TNZ erfassen. ∅ Durchschnittswerte.

Spezies	Gewicht (g)	TNZ (° C)	BMR ($mlO_2/g \cdot h$)	$\frac{BMR}{BMR_{th}}$ x 100[1]) (%)	Quelle
Tupaiidae					
Ptilocercus					
P. lowii	55—60	(28,7—30,8)	∅ 0,75	60,5	Whittow & Gould (1976)
Tupaia					
T. belangeri	151—212	30—35	∅ 0,68	73	Weigold (1979)
T. chinensis[2]) ♀	∅ 150	(35)	∅ (0,85)	(87)	Yousef et al. (1971)
T. chinensis[2]) ♂	∅ 172	(35)	∅ (1,04)	(110)	dto.
T. glis	∅ 145	30—37	∅ 0,76	77,5	Bradley & Hudson (1974)
Urogale					
U. everetti[2])	190—342	(30)	∅ (0,87)	(103)	Nelson & Asling (1962)
Cheirogaleidae					
Microcebus					
M. murinus[3])	50—100	30—37	0,7—1,12	64—104	Chevillard (1976)

Tabelle 2 (Fortsetzung)

Spezies	Gewicht (g)	TNZ (° C)	BMR ($mlO_2/g \cdot h$)	$\frac{BMR}{BMR_{th}}$ x 100[1]) (%)	Quelle
Galagidae					
Galago					
G. crassicaudatus	920—1020	25—31	∅ 0,434	71	Müller & Jaksche (1980)
G. demidovii	47—68	(30—31)	0,919—0,975	75—77	Hildwein (1972)
G. demidovii	∅ 68	30—35	∅ 0,93	78	Dobler (1978, 1982)
G. elegantulus	253—270	(30)	0,671—0,988	80—115	Hildwein (1972)
G. s. senegalensis	∅ 275	28—34	∅ 0,72	86	Dobler (1978, 1982)
G. s. moholi	∅ 156	28—35	∅ 0,77	80	dto.
Lorisidae					
Arctocebus					
A. calabarensis	197—215	(28—30)	0,55—0,717	60—80	Hildwein (1972)
Nycticebus					
N. coucang	427—786	31,4—36,6	∅ 0,25	36	Whittow et al. (1977a)
N. coucang	760—2000	25—33	0,229—0,244	40	Müller (1975, 1979)
Perodicticus					
P. potto	750—1088	27—30	0,31—0,454	52—73	Hildwein (1972)
P. potto[4])	750—1440	25—31,5	0,274—0,456	46—71	Hildwein & Goffart (1975)

[1]) BMR_{th} = gewichtsspezifischer Basalstoffwechsel nach der Formel: 70 · W (kg) ^{0,75} (kcal/Tag) bzw. 293,1 · W (kg) ^{0,75} (kJ/Tag) (Kleiber, 1961).
[2]) Am Tage, d. h. während der Aktivitätsperiode gemessen.
[3]) An nicht lethargischen Tieren ermittelt.
[4]) Keine Unterschiede zwischen *P. p. potto* und *P. p. edwardsi* gefunden.

Schwankungen des BMR sprechen kann. Dennoch kann aus den Ergebnissen der Schluß gezogen werden, daß bei den untersuchten Zwerggalagos zwei Maxima im O_2-Verbrauch auftreten: eines im November/Dezember und ein zweites von März bis Juni; dazwischen liegen Perioden mit geringerem O_2-Verbrauch. Dieser Zyklus stimmt mit den klimatischen Schwankungen im natürlichen Lebensraum weitgehend überein: Die Perioden mit höherem Stoffwechselniveau fallen zeitlich mit den Regenzeiten in Gabun zusammen. Damit verbunden tritt gleichzeitig eine Erhöhung der sexuellen Aktivität auf.

Da auch bei einigen anderen Halbaffen unter Freilandbedingungen jahreszeitliche Häufungen der Geburten auftreten (Charles-Dominique, 1977), ist anzunehmen, daß auch bei diesen Arten mehr oder weniger deutliche jahresperiodische Schwankungen im Niveau des BMR auftreten. Auf die Verhältnisse bei den Cheirogaleidae wird im Abschnitt über lethargische Zustände eingegangen.

c) Respiratorischer Quotient (RQ)

Gleichzeitige Messungen von O_2-Verbrauch und CO_2-Abgabe liegen nur in wenigen Fällen vor. In Tabelle 3 sind die mittleren RQ-Werte des Plumplori bei verschiedenen Umgebungstemperaturen aufgeführt. Die niedrigsten RQ-Werte stellten sich bei Temperaturen von 23—28° C ein. Bei niedrigeren und höheren Umgebungstemperaturen war die CO_2-Abgabe erhöht, was wohl vor allem auf eine Steigerung der Atemfrequenz zurückzuführen ist.

Für den Moholi-Galago gibt Dobler (1973) RQ-Werte von 0,69—0,93 bei Haltungstemperaturen von 15, 20, 25 und 30° C an. Dabei waren die Werte während der Aktivitätszeit immer etwas höher als während der Ruhephase.

Für *Tupaia belangeri* läßt sich aus einer Abbildung (Weigold, 1979) ein RQ zwischen 0,7 und 0,75 bei UT = 25° C errechnen. Bei Jungtieren derselben Art fand Martin (1968) RQ-Werte von 0,67—0,75; er führt diese relativ niedrigen Werte auf den hohen Fettgehalt der Muttermilch zurück. Nach Beginn der selbständigen Nahrungsaufnahme im Alter von etwa 40 Tagen stieg der RQ auf 0,82 an.

d) Herzfrequenz (HF) und Sauerstoffpuls

Der Transport der Atemgase und der Körperwärme erfolgt bei den Säugetieren vor allem über das Kreislaufsystem. Der Herztätigkeit kommt daher eine besondere Bedeutung für den Wärme- und Energiehaushalt zu. Dabei ist es wichtig, die Messungen an möglichst unbeeinflußten Tieren durchzuführen, um Auswirkungen psychischer Erregungen weitgehend auszuschließen. Dies wird vor allem durch die Anwendung telemetrischer Meßmethoden gewährleistet.

In dieser Weise wurde der Tagesgang der Herzfrequenz beim Plumplori ermittelt (Müller, 1981, 1982). Dabei ergab sich ein dem O_2-Verbrauch nahezu paralleler Verlauf der Herzfrequenz (Abb. 3). Die mittlere HF der Plumploris

Tabelle 3: Mittlere RQ-Werte beim Plumplori bei verschiedenen Umgebungstemperaturen; n = Zahl der Versuche (nach Müller, 1977).

UT (° C)	5	8	13	18	23	26	31	35	37
RQ	0,86	0,86	0,85	0,87	0,82	0,82	0,88	0,9	0,93
n	11	10	9	11	11	27	12	9	7

betrug tagsüber 138 Schläge/min; sie stieg während der nächtlichen Aktivität auf 173 Schläge/min an. Die niedrigsten Werte traten in der Zeit vor dem Erwachen auf: Für Perioden von mindestens 5 Minuten konnte die HF dann nur 90—100 Schläge/min betragen. Die niedrigsten mittleren Ruheherzfrequenzen hatten die Plumploris bei 28° C mit 122 Schlägen/min.

Für den Potto gibt Suckling (1969) als niedrigste Ruheherzfrequenz 114 Schläge/min an; bei UT = 25° C wurden 135—139 Schläge/min gemessen.

Beim Riesengalago ermittelten Müller & Jaksche (1980) innerhalb der TNZ eine mittlere HF von 111 Schlägen/min. Auch bei dieser Art treten über kürzere Zeiträume Frequenzen von nur 80—85 Schlägen/min auf.

Für *Tupaia belangeri* gibt Weigold (1979) eine mittlere Ruheherzfrequenz von 250 Schlägen/min an (bei UT = 25° C). Während der Aktivität steigt die HF bei dieser Art auf über 500 Schläge/min an.

Bei gleichzeitiger Registrierung von O_2-Verbrauch und Herzfrequenz kann als Quotient aus diesen beiden Parametern der Sauerstoffpuls errechnet werden. Diese Größe gibt an, wieviel O_2 durchschnittlich pro Herzschlag in das Gewebe transportiert bzw. dort dem Blut entnommen wird. Der Sauerstoffpuls kann also Hinweise darauf geben,

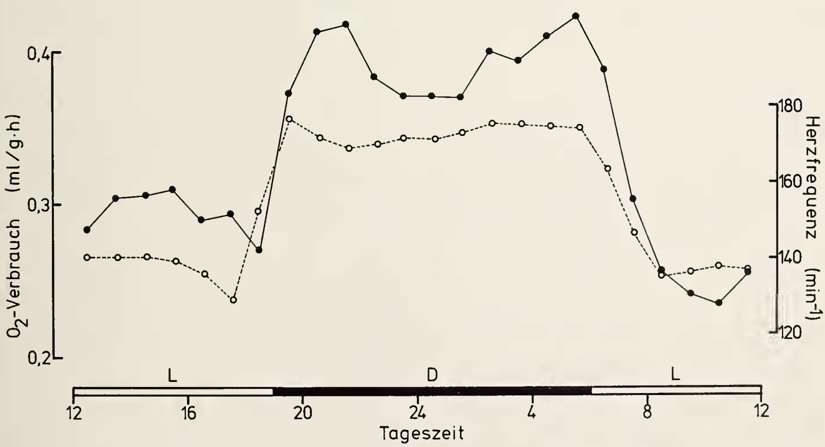


Abb. 3: Tagesverlauf (Stundenmittelwerte) von O_2-Verbrauch (●—●) und Herzfrequenz (○---○) beim Plumplori (L:D 13:11); nach Müller (1979, 1982).

wie effektiv ein Kreislaufsystem im Hinblick auf die O_2-Versorgung des Körpers arbeitet.

Berechnungen für Plumploris (Müller, 1981, 1982) und Riesengalagos (Müller & Jaksche, 1980) ergaben einen interessanten Unterschied zwischen diesen beiden Arten: Während beim Plumplori der O_2-Puls innerhalb der TNZ 40 μl/Schlag beträgt, liegt er beim Riesengalago bei 62,2 μl/Schlag. Der höhere Wert bei den Riesengalagos weist auf ein leistungsfähigeres O_2-Transportsystem bei den agileren Buschbabies hin.

e) Atemfrequenz (AF) und evaporative Wasserabgabe (PC)

Evaporative Wasserabgabe und Atemfrequenz wurden bisher nur bei Galagos und Loris gemessen. Innerhalb der TNZ wurde bei schlafenden Plumploris eine mittlere AF von 21/min (Whittow et al., 1977 a) bzw. 23/min (Cartano, 1981) gefunden. Für den Potto geben Hildwein & Goffart (1975) minimale Frequenzen von 25—32 Atemzügen/min an. Beim Riesengalago fand Cartano (1981) eine mittlere Ruhefrequenz von 21 Atemzügen/min. Hiley (1976) beschreibt für die gleiche Art 40—80 Atemzüge/min; seine Tiere waren aber wahrscheinlich wach. Bei den kleineren Galagoarten beobachtete Dobler (1978, 1982) Ruhewerte von 40—80 Atemzügen/min, und Weigold (1979) gibt für *Tupaia belangeri* Ruhefrequenzen zwischen 30 und 40 Atemzügen/min an.

Beim Plumplori und beim Riesengalago konnte Cartano (1981) zeigen, daß die evaporative Wasserabgabe in hohem Maße vom Feuchtegehalt der umgebenden Luft abhängig ist (Tabelle 4). In der Regel ist (bei gleicher Temperatur) die Wasserabgabe bei hohen Luftfeuchtigkeiten deutlich geringer. Dies erschwert den Vergleich mit den übrigen Daten, wo in keinem Fall der Wassergehalt der Umgebungsluft kontrolliert wurde.

Tabelle 4: Evaporative Wassergabe (PC) beim Plumplori und Riesengalago in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur (UT) und der relativen Luftfeuchte (rF) (nach Cartano, 1981).

UT (° C)	rF (%)	PC (ml H_2O/kg · h)	
		Nycticebus coucang	*Galago crassicaudatus*
25	30	0,48	0,6
25	50	0,39	0,37
25	75	0,37	0,27
30	30	0,44	0,65
30	50	0,47	0,45
30	75	0,3	0,26

Beim Plumplori ermittelten Whittow et al. (1977 a) innerhalb der TNZ einen mittleren Wasserverlust von ca. 0,5—0,6 ml H_2O/kg·h. Bei der gleichen

Art fand Müller (1979) an schlafenden Tieren Werte von 0,69 (bei 25 ° C) und 1 ml H_2O/kg·h (bei 33 ° C); bei aktiven Tieren stieg die Wasserabgabe auf 1,36 (25 ° C) bzw. 1,66 ml H_2O/kg·h (33 ° C) an.

Beim Riesengalago betragen die pulmocutanen Wasserverluste bei Umgebungstemperaturen von 25—31 ° C 0,77—1,00 ml H_2O/kg·h (Müller & Jaksche, 1980). Bei den kleineren Galagoarten fand Dobler (1978) bei 30 ° C Werte von 2,1 (*Galago s. senegalensis*), 3,4 (*Galago s. moholi*) und 5,3 ml H_2O/kg·h (*Galago demidovii*). Mit Hilfe von Feuchtekapseln ermittelte Hiley (1976) am Rücken von Riesengalagos bei 18 ° C Umgebungstemperatur eine Wasserabgabe durch die Haut von 22,5—24,7 ml/m²·h.

3) Reaktion bei Kältebelastung

Als ,,Kälte'' werden im folgenden alle Temperaturen verstanden, die niedriger als die untere kritische Temperatur der einzelnen Arten sind.

a) Körpertemperatur

Alle bisher untersuchten Halbaffen erwiesen sich trotz ihres tropischen Lebensraumes als erstaunlich kälteresistent. Einen nur geringen Einfluß haben tiefe Umgebungstemperaturen vor allem auf die Körpertemperatur der Buschbabies. Eisentraut (1961) konnte zeigen, daß ein weiblicher Senegalgalago auch nach vier Tagen Aufenthalt bei 3 ° C noch eine Rektaltemperatur von 36,8 ° C aufwies. Dobler (1978, 1982) fand nach mehrtägigem Aufenthalt bei Umgebungstemperaturen von 5—25 ° C Rektaltemperaturen von 35,4—37,0 ° C (*Galago s. senegalensis*) und 36,0—37,2 ° C (*Galago s. moholi*). Auch beim Riesengalago wirken sich niedrige Umgebungstemperaturen kaum auf die Körpertemperatur aus: Müller & Jaksche (1980) stellten nach 5—6stündigem Aufenthalt bei 5—20 ° C Rektaltemperaturen zwischen 36,0 und 37,2 ° C fest.

Bei längerfristiger Kälteeinwirkung ist jedoch auch bei den Buschbabies eine regelmäßige Futteraufnahme notwendig (Eisentraut, 1961). Bei einem weiblichen Senegalgalago, der während der Versuchsdauer nicht fraß, war die Rektaltemperatur (bei UT = 3 ° C) am zweiten Tag auf 32,3 ° C und am 3. Tag auf 24,0 ° C abgesunken. Die Brusttemperatur betrug jedoch immer noch 32,0 ° C (Eisentraut, 1961).

Auch der Mausmaki hält seine Körpertemperatur außerhalb der Lethargiephasen auf einem relativ hohen Niveau. Chevillard (1978) maß bei Umgebungstemperaturen von 10—25 ° C Rektaltemperaturen von 33,5—36,7 ° C.

Wenig empfindlich gegen kurzfristige Kältebelastung sind die Spitzhörnchen. Bei *Tupaia glis* stellten Bradley & Hudson (1974) bei Umgebungstemperaturen von 10—25 ° C zwar ein leichtes Absinken der Rektaltemperatur während des Schlafes fest (auf 28,8—36,0 ° C), tagsüber (während der Aktivität)

lag sie jedoch mit 34,7—39,3° C wesentlich höher. Keine auffallenden Veränderungen in der Rektaltemperatur fand Weigold (1979) bei Tupaias, die eine Nacht lang Temperaturen von 5° C ausgesetzt waren. Bei längeranhaltender Kältebelastung sank ihre Rektaltemperatur jedoch ab, und die Tiere gerieten in Hypothermie. Schon bei 25° C Körpertemperatur konnten sich die Spitzhörnchen nicht mehr aus eigener Kraft wiedererwärmen. Als lethale Körpertemperatur, bei der auch keine passive Erwärmung mehr möglich war, stellte Weigold 19,8° C fest.

Die stärksten Auswirkungen auf die Körpertemperatur haben niedrige Umgebungstemperaturen bei den Lorisidae. Hier stellte Eisentraut (1961) bei einem weiblichen Schlanklori (*Loris tardigradus*) nach 22 Stunden bei 2° C eine Rektaltemperatur von nur 14,8° C fest (Brusttemperatur 16,3° C). Nachdem das Tier in ein Zimmer mit 21—22° C gebracht wurde, konnte es seine Körpertemperatur innerhalb 3 Stunden aus eigener Kraft auf über 30° C anheben. Ein Männchen senkte unter den gleichen Versuchsbedingungen seine Rektaltemperatur auf 24° C ab (Brusttemperatur 32,0° C). In mäßig kalter Umgebung (20—22° C) lag die Rektaltemperatur der Schlankloris bei 32,7—36,6° C.

Beim Potto fand Eisentraut (1956 a) bei Umgebungstemperaturen von 17—23° C Körpertemperaturen zwischen 32,2 und 35,2° C. Bourlière et al. (1956) geben für diese Art Werte zwischen 30 und 35° C an (UT = 20—27° C). Suckling & Suckling (1971) registrierten bei 21—23,5° C Rektaltemperaturen zwischen 35,7 und 37,0° C. Nach mehrstündigem Aufenthalt bei 0—25° C ermittelten Hildwein & Goffart (1975) und Goffart et al. (1978) beim Potto Rektaltemperaturen von 32,2—36,9° C.

Auch Plumploris senken ihre Rektaltemperatur bei Kältebelastung deutlich ab. Whittow et al. (1977 a) fanden bei 10—23° C Außentemperatur Rektaltemperaturen zwischen 29,1 und 35,6° C; bei der gleichen Art ermittelte Müller (1979) nach mehrstündigem Aufenthalt bei 5—20° C Werte von 30,7—34,6° C. Dabei zeigte sich aber auch, daß Plumploris selbst bei tiefen

Tabelle 5: Mittlere Rektaltemperaturen beim Plumplori nach Kälteexposition (nach Müller, 1979).

Umgebungs-temperatur (° C)	Rektaltemperaturen (° C) nach 6 Std. (Schlaf)	nach 12 Std. (aktiv)	nach 24 Std. (Schlaf)
5	32,2	32,5	30,7
10	32,6	33,5	31,9
15	33,2	33,6	33,1
20	34,1	34,6	33,3

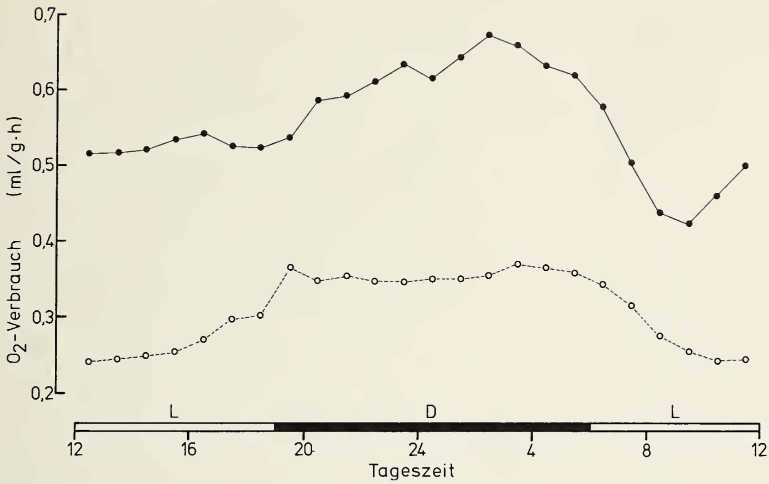


Abb. 4: Tagesverlauf (Stundenmittelwerte) des O_2-Verbrauchs beim Plumplori bei Umgebungstemperaturen von 15 °C (●—●) und 33 °C (○---○), L:D 13:11.

Umgebungstemperaturen in der Lage sind, ihre Körpertemperatur während der Aktivität wieder anzuheben (Tabelle 5).

Die besondere Gefäßanordnung in den Extremitäten der Lorisidae ermöglicht einen Wärmeaustausch im Gegenstrom und damit ein starkes Auskühlen der Körperschale (siehe Abschnitt über Isolationsmechanismen). Dies hat zur Folge, daß die Rektaltemperatur bei diesen Arten nur bei sehr tiefem Einführen des Meßfühlers in das Colon mit der Kerntemperatur gleichgesetzt werden kann. Möglicherweise ist dies auch die Ursache für einige der oben aufgeführten niedrigeren Werte.

b) Sauerstoffverbrauch

Alle untersuchten Halbaffen sind in der Lage, ihren Sauerstoffverbrauch (und damit die Wärmebildung) unter Kältebedingungen deutlich zu steigern. Die Steigerung erfolgt in der Regel linear mit fallenden Umgebungstemperaturen und läßt sich für die einzelnen Arten in Form von Regressionsgeraden angeben. In Tabelle 6 sind diese Gleichungen in der Reihenfolge der Körpermasse der untersuchten Arten aufgeführt. Es zeigt sich dabei, wie mit zunehmender Körpergröße die Steigung der Regressionsgeraden deutlich geringer wird, was auf die relativ niedrigere Wärmeabgabe der größeren Arten zurückgeht (günstigere Relation Körperoberfläche/Volumen).

So muß der 68 g schwere Zwerggalago (*Galago demidovii*) seinen O_2-Verbrauch bei Senkung der Umgebungstemperatur um 1 °C um 0,065 ml/g·h steigern, um die Wärmeverluste zu kompensieren; dem ca. 14mal schwereren Riesengalago genügt dagegen eine Steigerung um nur 0,019 ml O_2/g·h. Die Steigung der Regressionsgeraden ist daher ein indirektes Maß für die thermi-

Tabelle 6: Steigerung des O_2-Verbrauchs von Halbaffen bei Temperaturen unterhalb der TNZ. Angegeben sind die Schnittpunkte der errechneten Regressionsgeraden |Y (ml O_2/g·h·°C) = ax + b| mit der y-Achse bei UT (= x) = 0° C (b) und ihre Steigungen (a). Außerdem aufgeführt ist das Verhältnis der Steigungen der Regressionsgeraden zum gewichtsspezifischen Erwartungswert (a_{th}) nach Herreid & Kessel (1967).

Spezies	Gewicht (∅) (g)	b	a	$\frac{a}{a_{th}} \times 100$ (%)	Quelle
Galago demidovii	68	3,07	−0,065	54	Dobler (1978, 1982)
Microcebus murinus (Herbst)	80	3,25	−0,067	60	Chevillard (1976)
M. m. (Frühjahr/Sommeranfang)	101	2,86	−0,064	65	dto.
Tupaia glis[1])	145	2,32	−0,052	63	Bradley & Hudson (1972)
Galago s. moholi	156	2,15	−0,05	63	Dobler (1978, 1982)
Tupaia belangeri	180	2,34	−0,053	72	Weigold (1979)
Galago s. senegalensis	275	1,88	−0,04	67	Dobler (1978, 1982)
Nycticebus coucang[1])	605	0,95	−0,023	57	Whittow et al. (1977a)
Galago crassicaudatus	945	0,94	−0,019	59	Müller & Jaksche (1980)
Perodicticus potto[1])	1100	1,26	−0,033	111	Hildwein & Goffart (1975)
Nycticebus coucang	1300	0,65	−0,016	59	Müller (1979)

[1]) Regressionsgeraden durch optisches Einpassen in Punktscharen der Originalabbildungen erhalten, daher geringe Abweichungen möglich (E. Müller).

sche Isolation einer Art. Wie ein Vergleich mit den gewichtsspezifischen Erwartungswerten für die minimale Wärmedurchgangszahl zeigt (errechnet nach der Formel von Herreid & Kessel, 1967: $1{,}02 \cdot W(g)^{-0{,}505}$ ml $O_2/g \cdot h \cdot °C$), liegen fast alle Halbaffen deutlich unter diesem Erwartungswert. Nur der Potto besitzt eine um 11% höhere minimale Wärmedurchgangszahl als erwartet. Diese Art muß also die Wärmeproduktion besonders steigern, um bei Kälte einer Auskühlung des Körpers entgegenzuwirken.

Nach den Ergebnissen von Hildwein & Goffart (1975) hat der Potto bei 5° C die höchstmögliche Wärmebildung erreicht. Bei noch tieferen Temperaturen (0° C) geht der O_2-Verbrauch wieder zurück, was schließlich zum Kältetod führen würde. Ein Absinken der Wärmebildung fanden Whittow et al. (1977 a) auch bei einem Plumplori nach Kälteexposition (12,3° C). Die Rektaltemperatur des Tieres sank dabei unter 29° C.

Andererseits sind Plumploris auch in der Lage, mindestens einen Tag lang Temperaturen von 5° C ohne Schaden zu ertragen (Müller, 1979). Bei 15° C zeigen sie einen normalen tagesperiodischen Verlauf der O_2-Aufnahme, wobei auch nach mehr als 24 Stunden die thermogenen Kapazitäten trotz der erheblichen Steigerung des Energiestoffwechsels noch nicht erschöpft sind (Abb. 4).

Die Kälteresistenz der Lorisidae unterstreichen auch die Untersuchungen von Goffart et al. (1978), die Pottos eine Woche lang bei 5° C hielten, ohne daß die Tiere sichtbare Schäden davontrugen. Bei 15° C können Pottos mindestens einen Monat lang überleben.

Untersuchungen an Spitzhörnchen (Chaffee et al., 1969) zeigten, daß *Tupaia chinensis* nicht fähig ist, Temperaturen unterhalb 12° C längere Zeit zu ertragen. Bei 12,5° C aber überlebten die Tiere für mindestens 2 Monate.

c) Mechanismen der Wärmebildung

Nur wenige Informationen gibt es bisher über die Mechanismen der Steigerung der Wärmeproduktion bei Halbaffen in kalter Umgebung. Bei kurzfristiger Kälteexposition zeigten Individuen fast aller untersuchter Arten, die an warme Temperaturen angepaßt waren, deutliches Kältezittern. Dies gilt für alle Galagos, den Plumplori und für eine Spitzhörnchenart (Chaffee et al., 1969, 1970; Whittow et al., 1977 a; Dobler, 1978, 1982; Müller, 1979; Müller & Jaksche, 1980). Chaffee et al. (1969) beobachteten Kältezittern bei ihren Spitzhörnchen nur während der ersten 7—10 Tage der Kälteexposition (bei 12,5° C); danach verschwand es wieder. Anschließend setzten die Tiere zitterfreie Wärmebildungsmechanismen in Gang. In erster Linie ist dabei an den Aufbau von braunem Fettgewebe während der ersten Woche der Kältebelastung zu denken. Ermittelt wurde aber nur eine geringe Zunahme dieses thermogenen Gewebes im Vergleich zu den Kontrolltieren, die bei 24° C gehalten wurden. Dagegen zeigten die ebenfalls in hohem Maße an der Wärmeproduktion beteiligten Organe (Leber sowie Herz und Nieren) bei den kaltangepaßten

Tieren eine starke Gewichtszunahme. Da bei diesen Versuchen schon die Kontrolltiere unter Kältebedingungen gehalten wurden (untere kritische Temperatur bei *Tupaia chinensis* vermutlich 30° C), kann aus den Ergebnissen nicht ohne weiteres auf eine geringe thermogene Rolle des braunen Fettgewebes bei den Spitzhörnchen geschlossen werden; diese Einschränkung wird noch durch das Auftreten von braunem Fett bei den Kontrolltieren unterstrichen.

Besonders interessant sind die Befunde beim Potto. Bei dieser Art wurde noch kein deutliches Kältezittern beobachtet (Suckling, 1969; Suckling & Suckling, 1971; Hildwein & Goffart, 1975); beschrieben wurde lediglich ein feiner Tremor (Maréchal et al., 1975). Bei kurzfristiger Kältebelastung (24 Stunden bei 5° C) fanden Goffart et al. (1978) trotz einer Verdoppelung des O_2-Verbrauchs keine Hinweise auf die klassischen Wärmebildungsmechanismen (weder Zittern noch erhöhte Ausscheidung von Katecholaminen und 17-OH-Corticosteroiden, und auch keine Kältediurese). Sie postulierten daher beim Potto eine bisher unbekannte Art der zitterfreien Thermogenese. Allerdings fehlt bisher eine elektromyographische Untersuchung, die das Nichtauftreten von Kältezittern zweifelsfrei belegt.

d) Herzfrequenz und Sauerstoffpuls

Der erhöhte O_2-Verbrauch unterhalb der thermischen Neutralzone erfordert eine bessere Sauerstoffversorgung der Gewebe. Dies wird in erster Linie durch eine größere Förderleistung des Herzens erreicht. Daran können sowohl eine Steigerung der Herzfrequenz als auch des Schlagvolumens beteiligt sein. Außerdem können biochemische Mechanismen (z. B. Bohr-Effekt, 2-DPG- und ATP-Konzentration in den Erythrozyten) für eine stärkere Entnahme des Sauerstoffs im Gewebe sorgen (Vergrößerung der arterio-venösen O_2-Differenz).

Über diese Verhältnisse liegen bisher nur zwei Untersuchungen an Halbaffen vor. So konnten beim Riesengalago O_2-Verbrauch und Herzfrequenz

Tabelle 7: Sauerstoffpuls und Anteil der Herzfrequenz am erhöhten Sauerstofftransport unterhalb der TNZ beim Riesengalago (nach Müller & Jaksche, 1980).

Umgebungs-temperatur (° C)	Mittlere Herzfrequenz (Schläge/min)	O_2-Puls (µl/Schlag)	Anteil der Herzfrequenz (%)
5	162,3	83,4	57,6
10	143,3	79	52
15	135,1	72,6	56,6
20	111,1	78	0,7
TNZ	110,9	62,2	—

gleichzeitig aufgezeichnet werden (Müller & Jaksche, 1980). Es zeigte sich dabei eine Zunahme der Schlagfrequenz unterhalb der TNZ nach der Regressionsgleichung: HF (Schläge/min) = 173—2,7·UT (°C). In dem Temperaturbereich von 25 bis 20°C erhöhten die Riesengalagos die Herzfrequenz jedoch zunächst kaum, sondern setzten andere Mechanismen ein (Schlagvolumen, AV-O_2-Differenz), wie aus der Berechnung des O_2-Pulses hervorgeht (Tabelle 7). Es zeigte sich, daß die Steigerung der Herzfrequenz bei Temperaturen von 15—5°C nur zu etwa 50—60 % den erhöhten O_2-Bedarf deckt; die restlichen 40—50 % müssen den Veränderungen im Schlagvolumen oder der AV-O_2-Differenz zugeschrieben werden. In diesem Zusammenhang ist es interessant, daß bei Pottoblut im Vergleich zu menschlichem Blut ein stärkerer Bohr-Effekt und ein höherer 2,3-DPG-Gehalt in den Erythrozyten gefunden wurde (Goffart, pers. Mitteilung). Entsprechende Untersuchungen an Plumploris (Müller, 1981, 1982) ergaben eine Zunahme der Herzfrequenz unterhalb 28°C nach der Regressionsgleichung: HF (Schläge/min) = 201,9—2,86·UT (°C). Bei 5°C betrug die mittlere HF 186 Schläge/min. Ähnliche Werte erhielt Suckling (1969) bei einem Potto; hier erhöhte sich die Schlagfrequenz von 135—139 auf 170—198 Schläge/min, als das Tier von 25°C in eine Umgebung mit 6°C gebracht wurde.

e) Atemfrequenz und evaporative Wasserabgabe

Untersuchungen hierzu wurden bisher nur am Riesengalago (Müller & Jaksche, 1980), Potto (Hildwein & Goffart, 1975) und Plumplori (Whittow et al., 1977 a; Müller, 1979) durchgeführt. Sie zeigten, daß niedrige Umgebungstemperaturen sich nur geringfügig auf die Höhe der Atemfrequenz auswirken. Bei sehr tiefen Temperaturen (5—10°C) ist höchstens eine leichte Beschleunigung der Atmung festzustellen. Vermutlich wird dem erhöhten Sauerstoffbedarf vor allem durch eine größere Atemtiefe Rechnung getragen. Entsprechend unterscheiden sich auch die evaporativen Wasserverluste bei Kälte kaum von den Werten innerhalb der thermischen Neutralzone.

f) Isolationsmechanismen

Die Fähigkeit der meisten Halbaffen, trotz ihrer relativ niedrigen basalen Wärmeproduktion die Körpertemperatur auch bei kalten Umgebungstemperaturen weitgehend auf dem normalen Niveau zu regulieren, ist nur durch ihre gute thermische Isolation möglich. Dazu gehört in erster Linie das bei den meisten Arten (trotz ihres tropischen Lebensraumes) ungewöhnlich dichte Fell (Abb. 5a). Fellproben von Plumploris (Müller, 1979) ergaben Wärmedurchgangszahlen im gleichen Bereich wie beim Faultier und Kuskus (1,65—2,17 kcal/m²·h·°C = 6,91—9,09 kJ/m²·h·°C). In der für niedere Umgebungstemperaturen charakteristischen kugelförmigen Schlafhaltung (Abb. 5b) sind die Plumploris durch das dichte Fell hervorragend gegen Wärmeverluste geschützt. Eine ähnlich gute thermische Isolation kann bei den meisten anderen

Tabelle 8: Wärmedurchgangszahlen (C = thermal conductance) bei Halbaffen und Verhältnis zum gewichtsspezifischen Erwartungswert (für Temperaturen unterhalb der TNZ)

Spezies	Umgebungs-temperatur (° C)	C (ml O_2/g·h·°C)	$\frac{C}{C_{th}}$ x 100[1]) (%)	Quelle
Tupaia glis	9,6—29	0,09[2])	109	Bradley & Hudson (1974)
Microcebus murinus (Winter)	20	0,051—0,074[2])	54—78	Chevillard (1976)
M. m. (Sommer)	20	0,093—0,118[2])	94—119	dto.
Galago crassicaudatus	5—20	0,027—0,033[2])	84—103	Müller & Jaksche (1980)
Perodicticus potto	0—25	0,048[3])	162	Hildwein & Goffart (1975)
Nycticebus coucang[4])	10—30	0,03[3])	73	Whittow et al. (1977a)
N. c.	5—23	0,021—0,027[2])	77—100	Müller (1979)

[1]) $C_{th} = 1{,}02 \cdot W(g)^{-0{,}505}$ (Herreid & Kessel, 1967); [2]) $C = \frac{M}{RT-UT}$; [3]) $C = \frac{M-E}{RT-UT}$; [4]) Mittelwert aus Abbildung geschätzt.

Tabelle 9: Einfluß des Feuchtegehaltes der Luft auf Atemfrequenz (AF), evaporative Wasserabgabe (PC) und Verhältnis der durch Verdunstungskühlung abgeführten Wärme zur körpereigenen Wärmeproduktion (E/M) beim Plumplori und Riesengalago (nach Cartano, 1981).

Umgebungs-temperatur (° C)	relative Feuchte (%)	*Nycticebus coucang*			*Galago crassicaudatus*		
		AF (min^{-1})	PC (ml $H_2O \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$)	E/M	AF (min^{-1})	PC (ml $H_2O \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$)	E/M
35	30	56,3	1,28	0,48	244,3	1,99	0,52
35	50	133,5	1,16	0,38	290	1,87	0,35
40	30	102	1,61	0,56	259,2	2,35	0,5
40	50	140,6	1,38	0,26	240	1,75	0,42

Halbaffen angenommen werden. Darauf weist auch ein Vergleich der bei einigen Arten ermittelten Wärmedurchgangszahlen (C = thermal conductance) mit den gewichtsspezifischen Erwartungswerten hin (Tabelle 8).

Im Gegensatz zur minimalen Wärmedurchgangszahl (minimal thermal conductance) werden bei der Berechnung dieser Größe eventuelle Veränderungen im Niveau der Körpertemperatur in Betracht gezogen. Morrison (1960) gibt hierfür folgende Formel an: $C\ (ml\ O_2/g \cdot h \cdot {}^\circ C) = \frac{M}{RT - UT}$. Zusätzlich kann der mit der evaporativen Wasserabgabe verbundene Wärmeverlust (E) in die Berechnung eingehen und von der Wärmeproduktion (M) abgezogen werden (dry conductance).

Wieder fällt der Potto mit einem deutlich über dem Erwartungswert liegenden Wärmedurchgang auf. Offenbar ist bei dieser Art die thermische Isolation weit schlechter als bei den anderen Halbaffen. Worauf dies beruht, und ob ein Zusammenhang mit den noch unklaren Mechanismen der Wärmebildung besteht, ist offen.

Beim Mausmaki ist die Isolation während der winterlichen Ruheperiode (Lethargiephasen) wesentlich besser als im Sommer.

Whittow et al. (1977a) und Hildwein & Goffart (1975) fanden beim Plumplori bzw. Potto keine Veränderungen der Wärmedurchgangszahlen bei Temperaturen unterhalb der TNZ. Müller (1979) und Müller & Jaksche (1980) hingegen beobachteten sowohl beim Plumplori als auch beim Riesengalago, daß die Wärmedurchgangszahlen mit fallender Umgebungstemperatur kleiner wurden, was darauf hinweist, daß die thermische Isolation bei der unteren kritischen Temperatur noch nicht ihr Maximum erreicht hat. Es ist denkbar, daß die Tiere ihre Schlafposition so veränderten, daß dabei die wärmeabgebende Oberfläche noch weiter verringert wurde. Zu einer ähnlichen Schlußfolgerung kamen Le Maho et al. (1981) beim einzigen dunkelaktiven simischen Primaten, dem Nachtaffen (*Aotus trivirgatus*).

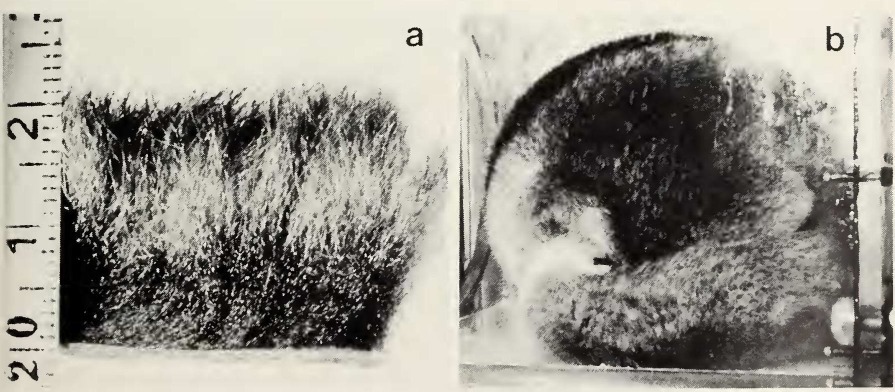


Abb. 5: a Probe aus dem Rückenfell eines Plumplori; b kugelförmige Schlafhaltung eines Plumplori bei UT = 26° C.

Zumindest für den Plumplori ist aber noch eine weitere Maßnahme von großer Bedeutung (Müller, 1979): Bei ihm wirken die Gefäßbündel in den Extremitäten als Gegenstrom-Wärmeaustauscher. In kalter Umgebung (5 ° C) treten während der Aktivitätsperiode an den Vorderextremitäten axiale Temperaturgradienten von 0,7—0,8 ° C/cm auf. Das gleiche trifft vermutlich auch für den Potto zu (Goffart et al., 1978). Mit Hilfe dieses Wärmeaustausches gelingt es den Loris, ihre Kerntemperatur auf Kosten der Temperatur ihrer Körperschale aufrecht zu erhalten. Diese Fähigkeit erklärt auch, warum bei den Lorisidae die Rektaltemperatur in kalter Umgebung häufig deutlich unter der Brust- oder Achseltemperatur liegt (z. B. Eisentraut, 1961). Die Wirkung der Gefäßbündel als Gegenstrom-Wärmeaustauscher schließt weitere physiologische Funktionen im Zusammenhang mit dem speziellen Bewegungsverhalten der Lorisidae (Suckling et al., 1969) jedoch nicht aus.

Eine für den Energiehaushalt noch unbekannte Rolle spielt das Sonnenbaden einiger tagaktiver Madagaskar-Lemuren. Die Tiere sitzen dabei, vor allem am frühen Morgen, mit dem Gesicht zur Sonne und breiten die Arme aus. Dieses Verhalten deutet auf relativ niedrige Schlaftemperaturen hin. Die Strahlungsenergie wird möglicherweise zur schnellen Anhebung der Körpertemperatur in den Aktivitätsbereich ausgenutzt.

4) Reaktion bei Hitzebelastung

Als ,,Hitze'' werden im folgenden alle Umgebungstemperaturen verstanden, die oberhalb der TNZ der einzelnen Arten liegen.

a) Körpertemperatur und Sauerstoffverbrauch

Hohe Umgebungstemperaturen werden von den kleineren Arten länger als von den großen ertragen. Chaffee et al. (1969) berichten, daß *Tupaia chinensis* bei Temperaturen von 36—37 ° C wochenlang überlebten und dabei eine erstaunlich hohe Aktivität zeigten. Weigold (1979) fand, daß bei *Tupaia belangeri* die Rektaltemperatur bei einer Belastung mit 40 ° C nach mehreren Stunden auf etwa 42 ° C anstieg; der O_2-Verbrauch erreichte 0,99 ml/g·h. Eine weitere Erhöhung der Umgebungstemperatur auf 43 ° C ertrugen die Spitzhörnchen jedoch nur für ca. eine Stunde.

Beim Mausmaki beobachtete Chevillard (1976) je nach Jahreszeit verschiedene Reaktionen: Während im Herbst die Rektaltemperatur bei einer Außentemperatur von 39 ° C nur auf 39,6—39,9 ° C anstieg, führten die gleichen Versuchsbedingungen im Winter und Sommer zu einer Erhöhung auf 42,1—42,3 ° C; der O_2-Verbrauch unterschied sich dabei nur wenig von dem Niveau innerhalb der thermischen Neutralzone.

Unter den Buschbabies ertragen Zwerggalagos (*Galago demidovii*) Hitzebedingungen am längsten. Nach 6 Stunden stieg ihre Rektaltemperatur bei UT = 40 ° C auf 41,9 ° C (Dobler, 1978, 1982). Die größeren *Galago s. senegalen-*

sis und *Galago s. moholi* begannen bereits bei Temperaturen von 35 bzw. 37 ° C unruhig zu werden. Beim Senegalgalago stieg die Rektaltemperatur innerhalb von zwei Stunden auf 38,6 ° C (bei 35 ° C). Beim Moholigalago fand Dobler innerhalb von fünf Stunden einen Anstieg auf 40,8 ° C (UT = 37 ° C).

In ähnlicher Weise reagieren Riesengalagos (Müller & Jaksche, 1980); nach einem Aufenthalt von 3½ Stunden bei 38 ° C stiegen ihre Rektaltemperaturen auf 39—41,4 ° C. Dabei erhöhten sie den O_2-Verbrauch auf 0,67 ml/g·h. Hildwein & Goffart (1975) kommen nach ihren Untersuchungen am Potto zu dem Schluß, daß diese Art keine besonderen Anpassungen an hohe Umgebungstemperaturen aufweist: Bei 40 ° C stiegen die Rektaltemperaturen innerhalb von 5—6 Stunden bis auf 41 ° C an, trotz einer nur geringen Steigerung des O_2-Verbrauchs. Der Bärenmaki (*Arctocebus calabarensis*) ist nach den Beobachtungen von Charles-Dominique (1972) sehr empfindlich gegen direkte Sonnenstrahlung und stirbt nach wenigen Stunden.

Die thermoregulatorischen Reaktionen von Plumploris unter Hitzebedingungen werden unterschiedlich beurteilt. Während Whittow et al. (1977a) zu dem Ergebnis kommen, daß die Tiere gut an diese Situationen angepaßt sind, liegt nach Müller (1979) nur eine geringe Toleranz vor. Während bei Whittow's Versuchstieren die Rektaltemperatur bei Hitzebelastung (40 ° C) nach zwei Stunden erst auf 38—39 ° C anstieg, erreichten im anderen Fall die Loris nach drei Stunden Aufenthalt bei 37 ° C Rektaltemperaturen bis zu 40 ° C. In beiden Fällen stieg der O_2-Verbrauch bei Temperaturen über 35 ° C an. Möglicherweise ist die wesentlich geringere Körpergröße von Whittow's Tieren die Ursache für die unterschiedlichen Ergebnisse. Auch die kürzeren Versuchszeiten könnten hier eine Rolle spielen.

b) Atemfrequenz und evaporative Wasserabgabe

Eine entscheidende Rolle für die Temperaturregulation unter Hitzebedingungen spielt die Fähigkeit, Körperwärme in ausreichendem Maß durch Verdunstungskühlung abzugeben. Dies geschieht vor allem durch die Tätigkeit der Schweißdrüßen und/oder über die respiratorischen Oberflächen. Schweißdrüsen kommen zwar bei Halbaffen in unterschiedlicher Dichte über den ganzen Körper verstreut vor (Zusammenfassung bei Montagna & Ellis, 1963), erfüllen aber offenbar keine wichtige Funktion bei der thermoregulatorischen Kühlung des Körpers (Aoki, 1962; Ellis & Montagna, 1963; Hiley, 1976). Die Rolle der Diffusion von Wasser durch die Haut wurde noch nicht ausreichend untersucht. Beim Riesengalago fand Hiley (1976) nach 60—120 Minuten Hitzebelastung bei 40 ° C eine Zunahme der Wasserabgabe am Rücken von ca. 23 auf 36 ml $H_2O/m^2 \cdot h$. Dabei wurde aber auch die Tätigkeit der Schweißdrüsen miterfaßt.

Der wichtigste Weg, über den Halbaffen unter Hitzebelastung überschüssige Wärme abgeben, verläuft zweifellos über die Atemwege. Die meisten Arten

können in dieser Situation ihre Atemfrequenz stark erhöhen. So steigert *Tupaia belangeri* die Atemfrequenz bei einer Außentemperatur von 40° C auf etwa 180/min und bei 43° C sogar auf 360/min (Weigold, 1979). Hiley (1976) ermittelte beim Riesengalago bei 40° C Werte von 250—310 Atemzügen/min. Cartano (1981) fand bei der gleichen Art bereits bei 35° C Atemfrequenzen zwischen 245 und 290/min. Für den Potto geben Hildwein & Goffart (1975) maximale Frequenzen von 170/min an (bei 40° C). Im gleichen Bereich liegen auch die von Whittow et al. (1977a) beim Plumplori ermittelten Werte (ein Tier erhöhte jedoch die Atemfrequenz auf 270/min, bei einem anderen trat keinerlei Erhöhung auf). Nach Cartano (1981) beträgt die Atemfrequenz der Plumploris bei 40° C Außentemperatur 102—141/min.

Die evaporative Wasserabgabe steigt bei allen untersuchten Arten unter Hitzebedingungen deutlich an. Beim Riesengalago (Müller & Jaksche, 1980) beträgt die Wasserabgabe bei 35° C 1,94 ml/kg·h. Bei 38° C verdoppelt sich dieser Wert annähernd (3,61 ml H_2O/kg·h). Cartano (1981) fand bei der gleichen Art Werte von 1,87—1,99 ml H_2O pro kg·h (UT = 35° C) und 1,75—2,35 ml H_2O/kg·h (UT = 40° C). Beim Moholigalago ermittelte Dobler (1978) eine pulmocutane Wasserabgabe von 4 ml H_2O/kg·h bei 37° C und von 5,8 ml H_2O/kg·h bei 40° C. Beim Plumplori registrierten Whittow et al. (1977a) bei 40° C eine durchschnittliche Wasserabgabe von 2,5 ml/kg·h, Cartano (1981) dagegen Werte von 1,16—1,28 ml H_2O/kg·h bei 35° C und 1,38—1,61 ml/kg·h bei 40° C Umgebungstemperatur.

Trotz der deutlichen Steigerung der evaporativen Wasserabgabe gelingt es den Halbaffen meist nicht, die im körpereigenen Stoffwechsel gebildete Wärme auf diesem Weg vollständig abzuführen: Die durch Verdunstungskühlung erzielte Wärmeabgabe beträgt meist nur 40—80 % der eigenen Stoffwechsel-

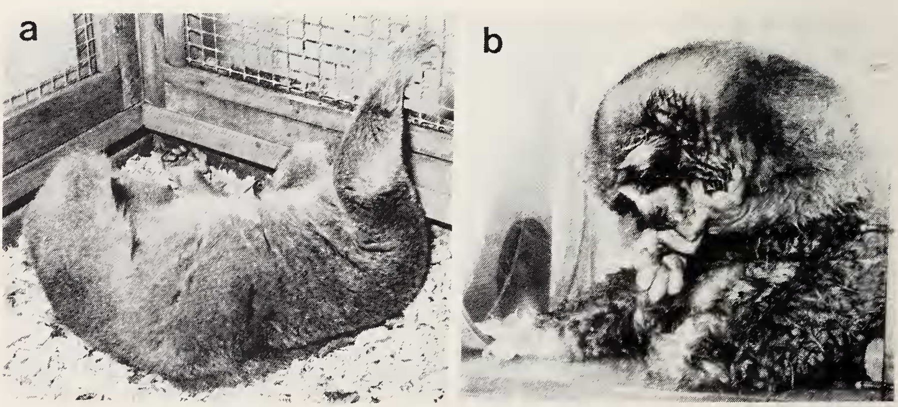


Abb. 6: a Seitenlage eines schlafenden Plumplori mit teilweise ausgestreckten Extremitäten (UT = 35° C). b Plumplori beim Einspeicheln der Hände; Gesicht, Bauch und Gliedmaßen sind bereits völlig naß (UT = 37° C).

wärme (Hildwein & Goffart, 1975; Dobler, 1978; Müller, 1979; Müller & Jaksche, 1980). Nur Whittow et al. (1977a) fanden bei ihren Plumploris, daß einige der Tiere ihre gesamte Stoffwechselwärme durch Verdunstungskühlung an die Umgebung abführen konnten. Dabei ist allerdings zu berücksichtigen, daß in ihren Versuchen die Tiere teilweise vorgetrocknete Luft atmeten, was ihre Wasserabgabe wesentlich erleichterte.

Unter natürlichen Bedingungen dürfte die relative Feuchte der Luft jedoch kaum unter 50 %, in der Regel sogar wesentlich höher liegen. Den Einfluß des Wassergehaltes der Luft auf die evaporative Wasserabgabe bei hohen Umgebungstemperaturen konnte Cartano (1981) beim Plumplori und Riesengalago zeigen. Bei beiden Arten führte eine Erhöhung der relativen Feuchte in der Atemluft von 30 auf 50 % zu einer deutlichen Reduktion der Wasserabgabe (Tabelle 9). Untersuchungen über andere Mechanismen der Wärmeabgabe (Strahlung, Leitung, Konvektion) wurden an Halbaffen noch nicht durchgeführt.

c) Thermoregulatorisches Verhalten

Bereits bei den Umgebungstemperaturen innerhalb der thermischen Neutralzone zeigen alle Halbaffen thermoregulatorisches Verhalten. Ab ca. 30 °C ändern die größeren Arten wie Potto, Plumplori und Riesengalago ihre normale kugelförmige Schlafhaltung. Sie liegen dann ausgestreckt auf einer Körperseite (Hildwein & Goffart, 1975; Müller, 1979; Müller & Jaksche, 1980). Bei weiterer Temperaturerhöhung drehen sie sich entweder in die Rückenlage (Abb. 6a) oder liegen flach auf dem Bauch, wobei Arme und Beine möglichst weit vom Körper abgestreckt werden. Bei den kleineren Arten wie *Tupaia belangeri* (Weigold, 1979) und *Galago demidovii* (Dobler, 1978, 1982) setzen diese Maßnahmen, die eine Vergrößerung der exponierten Körperoberfläche bewirken, erst bei Temperaturen über 35 °C ein. Bei den Galagos werden außerdem die Ohrmuscheln weit entfaltet, und die Blutgefäße erweitern sich stark (Dobler, 1978, 1982).

Bei anhaltender Hitzebelastung setzt bei einigen Arten starker Speichelfluß ein. Beim Potto tropft der Speichel nach den Beobachtungen von Hildwein & Goffart (1975) ungenutzt auf den Boden. Die Spitzhörnchen (Weigold, 1979), Buschbabies (Dobler, 1978, 1982; Müller & Jaksche, 1980) und Plumploris (Müller, 1979) verteilen den Speichel durch Belecken auf die Extremitäten und die Bauchseite. Mit den Händen wird die Flüssigkeit bei den Galagos und Plumploris auch über Ohren und Gesicht verteilt (Abb. 6b). Whittow et al. (1977a) beobachteten bei ihren Plumploris keinen Speichelfluß, was jedoch möglicherweise auf die kürzere Versuchsdauer zurückzuführen ist.

Als weitere Verhaltensweise bei Hitzestreß beschreibt Dobler (1978, 1982) bei den Galagos das Belecken der Genitalregion, wobei möglicherweise Urin aufgeleckt wird. Buschbabies zeigen außerdem das normalerweise zum Mar-

kieren eingesetzte „Harnwaschen"; dabei wird Urin auf die Hand- und Fußflächen verteilt. Weigold (1979) untersuchte das Verhalten von *Tupaia belangeri* unter Hitzestreß bei 43 ° C. Er beobachtete, wie die Tiere Urin abgaben und sich darin wälzten.

d) Herzfrequenz

Beim Riesengalago wurde unter Hitzebedingungen (38 ° C) ein Anstieg der Herzfrequenz auf durchschnittlich 154 Schläge/min ermittelt (Müller & Jaksche, 1980). Für kurze Perioden erreichte die Schlagfrequenz über 300/min. Fast identisch sind die Werte beim Plumplori (Müller, 1981, 1982): Hier betrug die mittlere Herzfrequenz bei 37 ° C Außentemperatur ebenfalls 154 Schläge/min; im Vergleich zu den Galagos lag die maximale Frequenz mit ca. 250 Schlägen/min deutlich niedriger.

5) Auswirkungen unterschiedlicher Haltungstemperaturen

Zwischen den langfristigen Anpassungen an klimatische Veränderungen im Freiland (Akklimatisation) und den Anpassungen an bestimmte Laborbedingungen (Akklimation) gibt es erhebliche Unterschiede. In der Regel beschränken sich letztere auf Veränderungen nur eines Faktors, z. B. der Temperatur.

Bei Spitzhörnchen (*Tupaia chinensis*) führte die Akklimation an Umgebungstemperaturen von 12,5, 24 und 35 ° C zu deutlichen Unterschieden im Gewicht einiger Organe (Herz, Niere, Braunes Fett, Leber), wobei in kalter Umgebung ein Wachstum, in heißer Umgebung häufig eine Verkleinerung festzustellen war. Ebenso stieg nach Kaltakklimation die O_2-Aufnahme von Gewebehomogenaten gegenüber den Kontrollen an (Chaffee et al., 1969, 1970). Nach 4wöchiger Akklimation an Umgebungstemperaturen von 15, 20 und 30 ° C fand Weigold (1979) bei *Tupaia belangeri* keine Unterschiede im tagesperiodischen Verlauf und in der Höhe der Rektaltemperatur gegenüber Tieren, die bei 25 ° C gehalten wurden. Erhebliche Unterschiede zeigten sich aber im O_2-Verbrauch: Während bei den 30 ° C-Tieren der minimale O_2-Verbrauch bei 0,68 ml/g·h lag, betrug er bei den 15 ° C-Tieren 0,82 ml/g·h. Messungen bei tiefen Umgebungstemperaturen zeigten, daß sich die verschiedenen Akklimationstemperaturen auch auf die thermische Isolation auswirkten: Bei den 15 ° C-Tieren erfolgte der Anstieg des O_2-Verbrauchs gegenüber den 30 ° C-Tieren deutlich langsamer, was auf eine Verbesserung der Isolation schließen läßt. Wie Chaffee et al. (1969) stellte auch Weigold (1979) ein dichteres Fell und eine Gewichtszunahme nach Kaltakklimation fest.

Dobler (1978, 1982) untersuchte die Auswirkungen verschiedener Haltungstemperaturen auf die Körpertemperatur und den O_2-Verbrauch von Moholigalagos. Er hielt je zwei Tiere zwei Monate lang bei Temperaturen von 20 ° C bzw. 30 ° C, konnte jedoch keine gravierenden Unterschiede gegenüber den bei 26 ° C gehaltenen Kontrollen feststellen; bei den 20 ° C-Tieren sanken die

Schlaftemperaturen geringfügig ab (Abb. 7). Für den Energiestoffwechsel konnte Dobler keine signifikanten Auswirkungen nachweisen; der O_2-Verbrauch lag jedoch bei den 30° C-Tieren in kalter Umgebung etwas höher und bei Hitze etwas niedriger als bei den 20° C-Tieren. Nach diesen Ergebnissen ist zumindest bei den Spitzhörnchen und Buschbabies eine Anpassung des Energiehaushaltes an langfristige Veränderungen der Umgebungstemperatur durch morphologische und biochemische Mechanismen möglich.

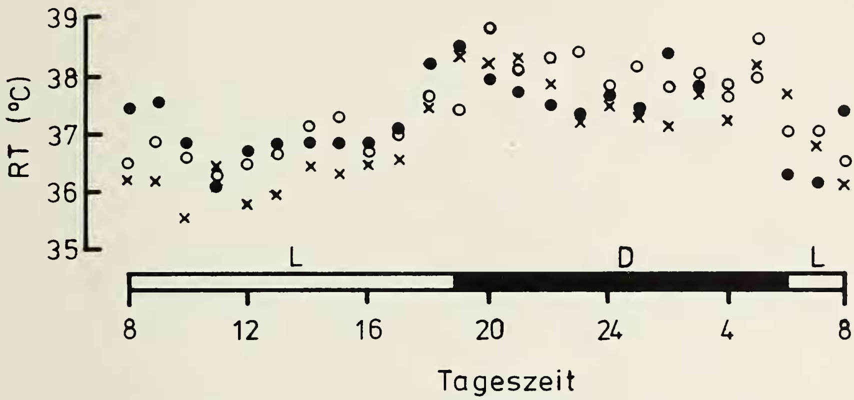


Abb. 7: Tagesverlauf (Stundenmittelwerte) der Rektaltemperatur bei *Galago s. moholi* nach langfristiger Anpassung an verschiedene Umgebungstemperaturen (x = 20° C; ● = 26° C; ○ = 30° C), L:D 13:11; nach Dobler (1978).

6) Lethargische Zustände

Eines der interessantesten Phänomene im Energiehaushalt der Halbaffen ist zweifellos das Auftreten winterschlafähnlicher Zustände bei einigen der auf Madagaskar lebenden Arten. Wie eingangs erwähnt, liegen die ersten Berichte über solche Schlafphasen, die zunächst irreführend als „Sommerschlaf" bezeichnet wurden, bereits seit der Jahrhundertwende vor (Grandidier, 1902; Kaudern, 1914). Inzwischen hat sich gezeigt, daß diese Lethargiezustände wohl auf die Vertreter der Cheirogaleidae beschränkt sind. Bourlière & Petter-Rousseaux (1953) stellten zuerst fest, daß bei den Maus- und Katzenmakis zur Zeit des Südwinters (auf Madagaskar etwa von Juni bis September) die Körpertemperatur während des Schlafes bis in die Nähe der Umgebungstemperatur absinken kann. Spätere umfangreichere Untersuchungen von Andriantsiferana & Rahandraha (1973 b) an Mausmakis und von Russell (1974/75) an Maus- und Katzenmakis bestätigten diese Befunde (Abb. 8).

Die Mausmakis zeigen gleichzeitig mit den Lethargiephasen einen starken Rückgang der Aktivität von hormonproduzierenden Zellen in der Hypophyse: Während der Versuchsperioden mit Kurztagbedingungen (entsprechend dem

Südwinter) fand Perret (1972) eine Inaktivierung von LH-, TSH-, LTH- und ACTH-produzierenden Zellen; nur STH bildende Zellen blieben auch während des Kurztags sekretorisch tätig. Zu diesen Veränderungen im Titer einiger für den Energiestoffwechsel wichtiger Hormone passen auch die Ergebnisse von Chevillard (1976), die beim Mausmaki im Zusammenhang mit den Lethargiephasen eine deutliche Absenkung des Energiestoffwechselniveaus feststellen konnte (Abb. 9).

Während also kein Zweifel darüber bestehen kann, daß sowohl Maus- als auch Katzenmakis während des Winters auf Madagaskar in Lethargie verfallen können, ist noch unklar, wie lange solche Perioden unter natürlichen Bedingungen andauern. Bei der Gattung *Cheirogaleus* scheinen längere Schlafperioden die Regel zu sein, da diese Arten etwa von Juli bis September kaum beobachtet werden (Martin, 1972). Mausmakis dagegen werden auch in der kühleren Jahreszeit regelmäßig bei Nacht angetroffen, so daß bei dieser Art die Lethargie möglicherweise weitgehend auf den Tagesschlaf beschränkt ist. In Gefangenschaft dauern die Schlafphasen beim Mausmaki selten länger als 1—2 Tage. Allerdings sind hier die Tiere häufigen Störungen ausgesetzt (Russell, 1974/75; Chevillard, 1976). Die Bereitschaft, in Lethargie zu verfallen, scheint bei adulten Weibchen stärker als bei Männchen ausgeprägt zu sein. Beim Katzenmaki wurden Schlafperioden bis zu einem Monat beobachtet (Bourlière & Petter-Rousseaux, 1966). Die Fähigkeit zu einer kontrollierten Lethargie mit Wiedererwärmung aus eigener Kraft ist bei den Mausmakis auf Umgebungstemperaturen über 10° C beschränkt; niedrigere Temperaturen

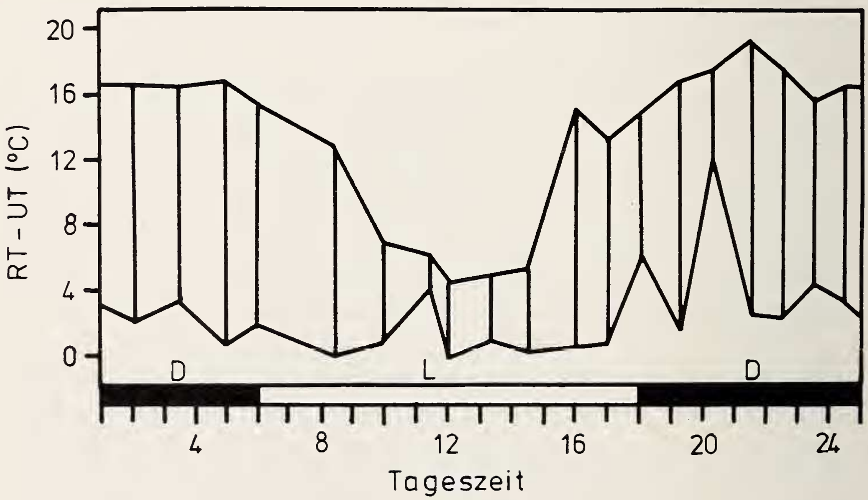


Abb. 8: Tagesverlauf der Differenz zwischen Rektal- und Umgebungstemperatur während der Monate September bis Dezember (in den USA) beim Mausmaki mit deutlich erkennbarer Tagesschlaflethargie; nach Russell (1974/75).

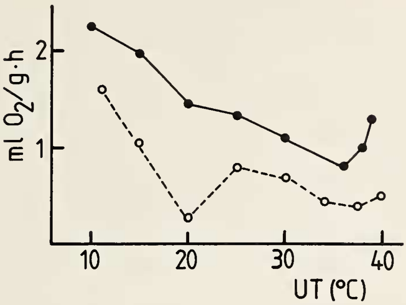


Abb. 9: O_2-Verbrauch bei einem weiblichen Mausmaki bei verschiedenen Umgebungstemperaturen und zu verschiedenen Jahreszeiten (●—● = Sommer; ○---○ = Winter). Lethargie trat nur bei 20° C auf, niedrigere Umgebungstemperaturen bewirkten eine verstärkte Wärmebildung; nach Chevillard (1976).

treten während des Winters auf Madagaskar praktisch nie auf. Ein längerer Aufenthalt bei Temperaturen unter 10° C führt zu unkontrollierter Hypothermie und schließlich zum Tod der Tiere (Andriantsiferana & Rahandraha, 1974).

Insgesamt erscheinen die Lethargiezustände der Cheirogaleidae als ein dem Winterschlaf in unseren Breiten nahe verwandtes Phänomen, worauf bereits Eisentraut (1956a) hingewiesen hat. Hierfür sprechen u. a. auch die Speicherung von Fettreserven im Schwanz noch vor Beginn des Südwinters und die mit den Jahreszeiten schwankende Nahrungsaufnahme (Bourlière & Petter-Rousseaux, 1966; Andriantsiferana & Rahandraha, 1973a). Goffart et al. (1978) äußerten die Vermutung, daß die einige Stunden andauernde Lockerung der thermoregulatorischen Kontrolle der Körpertemperatur, die sie bei einigen Pottos beobachteten, möglicherweise ebenfalls einem torporähnlichen Zustand entspricht.

7) Energiebilanz

Eine vollständige Energiebilanz unter Gleichgewichtsbedingungen und bei thermischer Neutralität konnte bisher erst an zwei Plumploris, die über 50 Tage ihr Gewicht annähernd konstant hielten, erstellt werden (Müller, 1979). Bei 25° C und 55 % rel. Feuchte betrug ihre mittlere tägliche Energieaufnahme mit dem Futter 56,7 kcal/kg·24h (237,4 kJ/kg·24h). Davon wurden 9,9 kcal/kg·24h (41,4 kJ/kg·24h) ungenutzt mit dem Kot ausgeschieden; der Harnstoffgehalt des Urins entsprach einem Energieverlust von 0,8 kcal/kg·24h (3,3 kJ/kg·24h).

Aus dieser Bilanz ergibt sich eine Energiemenge von 46 kcal/kg·24h (192,7kJ/kg·24h), die den Plumploris täglich für ihren Energiestoffwechsel

zur Verfügung stand. Dieser Wert stimmt gut mit dem täglichen O_2-Verbrauch der Plumploris bei gleicher Umgebungstemperatur überein, der einer Wärmebildung von 40 kcal/kg·24h (167,5 kJ/kg·24h) entspricht. Der etwas niedrigere O_2-Verbrauch dürfte darauf zurückzuführen sein, daß die Plumploris in der Atmungsküvette weniger lokomotorische Aktivität entwickeln konnten. Vergleicht man den mittleren O_2-Verbrauch während der Ruhephase mit dem Aktivitätsstoffwechsel, so ergibt sich bei wachen Plumploris eine Steigerung um den Faktor 1,36. Bei *Tupaia belangeri* fand Weigold (1979) eine Steigerung des O_2-Verbrauchs während der Aktivität um den Faktor 1,67.

8) Ontogenese der temperaturregulatorischen Fähigkeiten

Über die Entwicklung der Temperaturregulation bei Halbaffen liegt bisher nur eine ausführliche Untersuchung an neugeborenen Moholigalagos vor (Dobler, 1976, 1982). Bereits vom ersten Lebenstag an reagierten die Jungtiere auf Kältebelastung mit einer deutlichen Steigerung des O_2-Verbrauchs (Abb. 10); dabei wurde bereits Kältezittern beobachtet. Auf Grund der schlechten thermischen Isolation (spärliche Behaarung, ungünstige Relation Oberfläche/Volumen) gelang es den Jungen trotz der gesteigerten Wärmebildung nicht, ein Absinken der Körpertemperatur zu verhindern. Dies war erst von der 3. Lebenswoche an zu beobachten (Abb. 11); zu diesem Zeitpunkt war die Isolation durch das Fell entscheidend verbessert. Die Befunde lassen darauf schließen, daß neugeborene Galagos in den ersten Wochen noch sehr auf die Gegenwart der Mutter angewiesen sind. Dobler (1978, 1982) spricht von einer thermoregulatorischen Einheit zwischen Mutter und Neugeborenem. Wägele

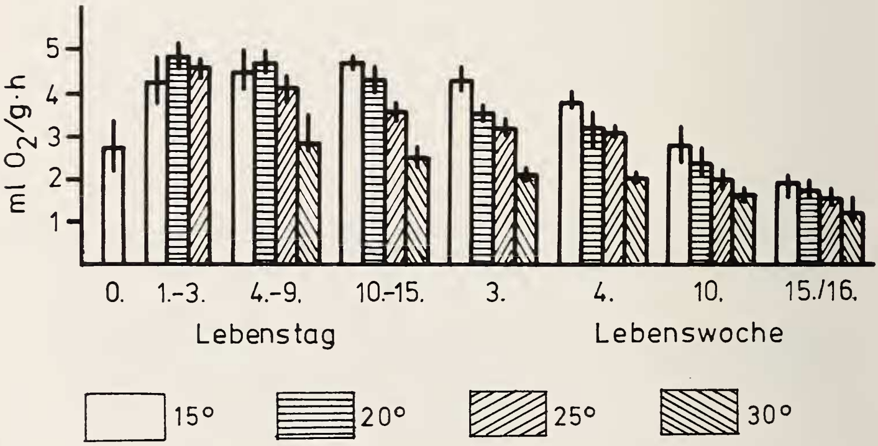


Abb. 10: O_2-Verbrauch (Mittel- und Extremwerte) von Moholigalago-Zwillingen bei verschiedenen Umgebungstemperaturen und in Abhängigkeit vom Alter. Versuchsdauer jeweils 30 Minuten; nach Dobler (1976).

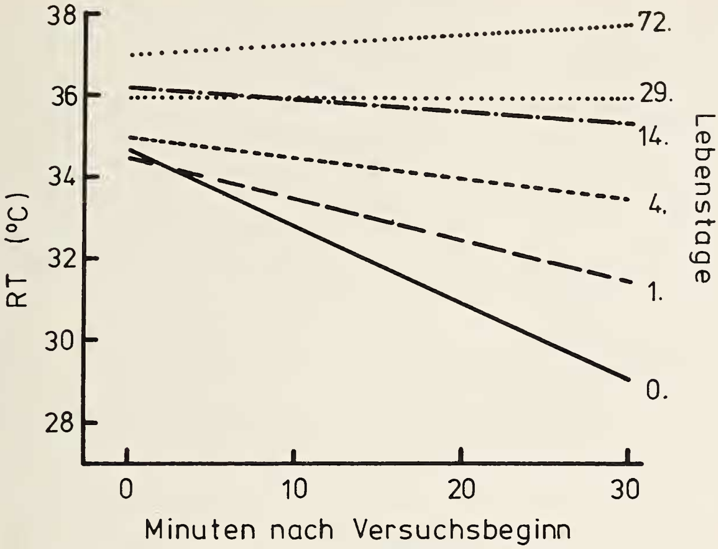


Abb. 11: Verlauf der Körpertemperatur bei einem jungen Moholigalago nach Kälteexposition (30 Minuten bei 15° C) in Abhängigkeit vom Alter. Etwa ab der 3. Lebenswoche kann die Körpertemperatur konstant gehalten werden; nach Dobler (1978, 1982).

(1977) beobachtete, daß die Mutter während der ersten 14 Tage die Jungen höchstens für 5—10 Minuten allein ließ. Beim Zwerggalago werden die Jungen nachts aus dem Nest getragen und bleiben während der Nahrungssuche der Mutter allein (Charles-Dominique, 1972).

Trägt man den Minimalstoffwechsel der jungen Moholigalagos (gemessen bei 30° C) gegen das Gewicht auf, so zeigt sich bei einem Vergleich mit den gewichtsspezifischen Erwartungswerten nach der Formel von Kleiber (1961), daß bis etwa zur 10. Lebenswoche (Gewicht 90—100 g) der O_2-Verbrauch über diesem Erwartungswert liegt und erst nach etwa 12 Wochen das Niveau adulter Tiere erreicht wird.

Ein ungewöhnliches Verhalten zeigen die Spitzhörnchen bei der Aufzucht ihrer Jungen. Diese werden in einem Nest geboren, das vom elterlichen Schlafnest getrennt ist. Die Mutter versorgt die Jungen nach der Geburt und läßt sie dann für 1—2 Tage allein. Auch später kommt sie nur im Abstand von 48 Stunden zurück, säugt die Jungen und geht dann wieder. Sie betreibt weder Fellpflege noch bedeckt sie die Jungen, so daß diese ihre Temperaturregulation völlig allein bewältigen müssen. Trotzdem gelingt es ihnen vom ersten Tag an, ihre Körpertemperatur bei 35—37° C zu regulieren, sofern die Außentemperatur nicht unter 20° C absinkt (Martin, 1968).

Typisch für die Lorisidae (und wohl auch für die Galagidae) ist, daß die Mutter das Jungtier, das sich an einen Ast klammert, während der Nahrungssuche allein läßt („parking-behaviour") (z. B. Charles-Dominique, 1977). Ein Plumplori reagierte 10—14 Stunden nach der Geburt bei Kältebelastung mit einer deutlichen Steigerung der Wärmebildung (Müller, 1977); aber auch hier reichte sie noch nicht aus, um ein schnelles Absinken der Körpertemperatur zu verhindern. Im Gegensatz zu den Galagos erfolgte kein Kältezittern. Nach dem Tod des Tieres wurden in der Thoraxregion umfangreiche Fettpolster gefunden, die sich bei einer histologischen Untersuchung als weitgehend erschöpftes braunes Fettgewebe erwiesen.

Insgesamt scheinen die Halbaffen zwar von Geburt an über die Fähigkeit zur Steigerung der Wärmeproduktion zu verfügen, aber erst die mit dem Fellwachstum eng verbundene Ausbildung einer guten thermischen Isolation befähigt sie zu einer ausreichenden Kontrolle ihrer Körpertemperatur in kalter Umgebung.

Schlußfolgerungen

Vergleicht man den Energiehaushalt der Halbaffen mit dem anderer Säugetiere, vor allem der höheren Primaten, so zeigt sich, daß der Basalstoffwechsel aller bisher untersuchten Arten um 20 % oder mehr unter dem gewichtsspezifischen Erwartungswert nach Kleiber (1961) liegt (Abb. 12). Bei den Spitzhörnchen und Buschbabies beträgt die Reduktion des Basalstoffwechsels 20—40 %, bei den Lorisidae sogar 30—60 %, wobei der Plumplori die geringste basale Wärmebildung aufweist. Mit Ausnahme der Cheirogaleidae liegen von den madegassischen Lemuren noch keine Stoffwechseldaten vor. Die Mausmakis gleichen im basalen Energiestoffwechsel den Buschbabies, mit denen sie nach neueren systematischen Befunden wohl auch nahe verwandt sind (Charles-Dominique & Martin, 1970); sie zeigen aber außerdem starke jahreszeitliche Schwankungen im Niveau des Basalstoffwechsels.

Eine den Halbaffen vergleichbare Stoffwechselreduktion wurde bei höheren Primaten bisher nur beim Nachtaffen (Goffart, 1977; Le Maho et al., 1981) mit ca. 25 % und beim Guereza (Müller et al., 1983) mit ca. 15 % gefunden. Bei allen anderen Arten entspricht der Basalstoffwechsel weitgehend dem Erwartungswert oder liegt sogar noch höher.

Auch die Körpertemperatur der simischen Primaten zeigt im allgemeinen ein höheres Niveau. Unter den Halbaffen erreichen es nur die Buschbabies und möglicherweise die tagaktiven Madagaskar-Lemuren. Bei den anderen Prosimiern wird die Körpertemperatur entweder dauernd auf einem etwas niedrigeren Niveau geregelt (Loris), oder sie sinkt zumindest während des Schlafes oder zu bestimmten Jahreszeiten deutlich unter 35° C ab (Cheirogaleidae, Spitzhörnchen).

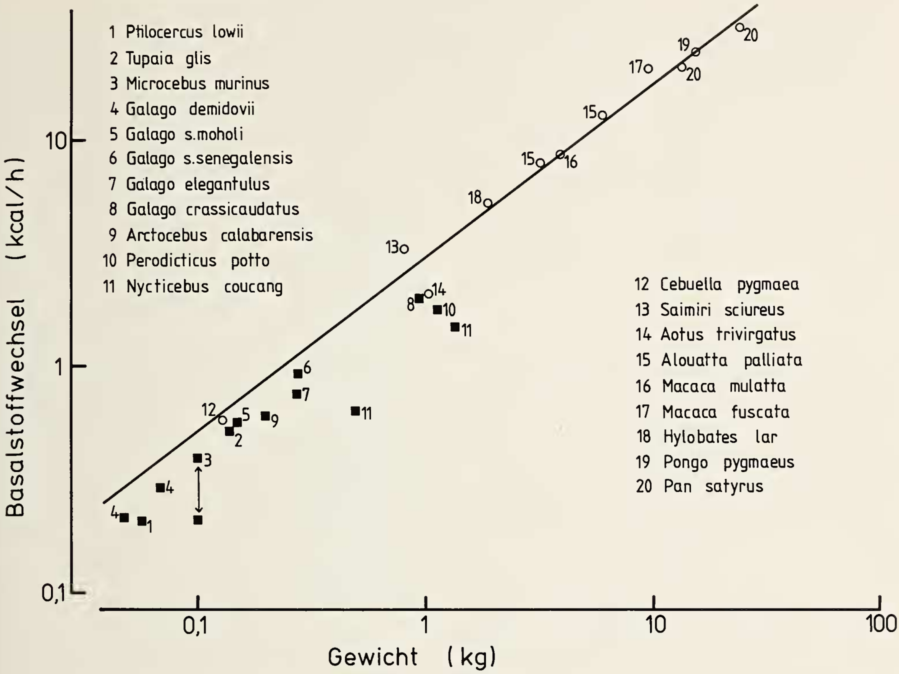


Abb. 12: Beziehung zwischen Basalstoffwechsel und Körpermasse bei Halbaffen (■) und simischen Primaten (○) in doppelt logarithmischer Darstellung. Die ausgezogene Gerade entspricht dem gewichtsspezifischen Erwartungswert nach der Formel von Kleiber (1961).

Wie lassen sich diese Unterschiede zwischen Prosimiae und Simiae interpretieren? Zwei Möglichkeiten bieten sich dazu an:

1) Der niedrige Energiestoffwechsel bei den phylogenetisch ursprünglicheren Halbaffen ist ein stammesgeschichtliches Erbe und entspricht einem primären Zustand.

2) Die Stoffwechselreduktion bei den Prosimiern stellt eine physiologische Anpassung an besondere ökologische Bedingungen dar, wurde also erst sekundär erworben.

Zwischen diesen Alternativen zu entscheiden ist außerordentlich schwierig. Einerseits liegen keine Informationen über die Stoffwechselintensität ausgestorbener Formen vor, andererseits ist es fast unmöglich, bei der Vielzahl der in Frage kommenden ökologischen Faktoren (z. B. Klima, Ernährung, Feinddruck etc.) eine eindeutige Antwort darauf zu geben, welche Selektionsdrucke möglicherweise adaptive Veränderungen bewirkt haben.

Daß der Basalstoffwechsel tatsächlich an verschiedene Umweltbedingungen angepaßt werden kann, haben Untersuchungen an Vertretern aus anderen

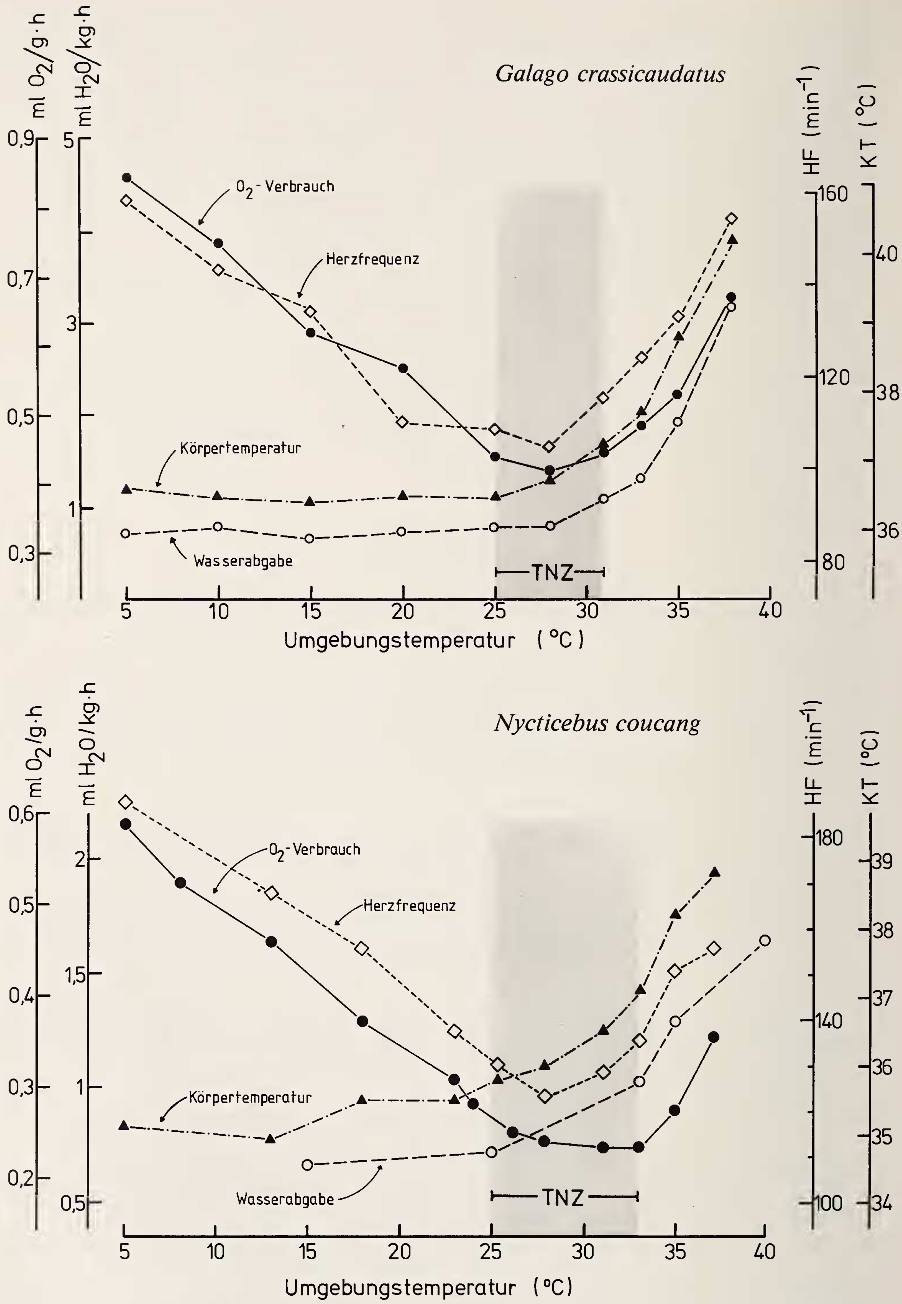


Abb. 13: Verlauf einiger für die Temperaturregulation wichtiger Parameter bei verschiedenen Umgebungstemperaturen; oben Riesengalago, unten Plumplori.

Säugetierordnungen klar gezeigt (z. B. McNab, 1974, 1978, 1979). Zieht man in Betracht, daß gerade die Halbaffen mit dem niedrigsten Basalstoffwechsel, die Lorisidae, phylogenetisch als abgeleitete Formen anzusehen sind und wahrscheinlich von galagoähnlichen Vorfahren abstammen (Walker, 1970), so gibt es Argumente für die Hypothese, wonach die Stoffwechselreduktion bei den Prosimiern auf adaptive Vorgänge zurückzuführen ist. Diese Ansicht wird noch erhärtet durch den Umstand, daß auch bei den höheren Primaten eine Absenkung des Basalstoffwechsels auftritt, die nur mit einer Anpassung an die besondere Lebensweise der betreffenden Arten zu erklären ist (Le Maho et al., 1981; Müller et al., 1983).

Sicherlich spielen auch phylogenetische Gesichtspunkte eine Rolle. Anders läßt sich die Tatsache, daß die Stoffwechselreduktion bei den Halbaffen eine allgemeine Erscheinung ist, während sie bei den höheren Primaten auf Ausnahmen beschränkt bleibt, nicht erklären. Offenbar besteht innerhalb der Halbaffen eine weit größere Tendenz zu einer erniedrigten Wärmebildung; dies kann als eine Art von Präadaption betrachtet werden, eine Grundlage für die extreme Stoffwechselreduktion, wie sie schließlich beim Plumplori anzutreffen ist.

Die Vorteile einer Absenkung des Basalstoffwechsels für den Energiehaushalt liegen auf der Hand. Dabei spielen die ausgeprägten diurnalen Schwankungen der Körpertemperatur vieler Halbaffen sicherlich eine wichtige Rolle. Besonders groß sind die Unterschiede zwischen Aktivitäts- und Schlaftemperatur bei den tagaktiven Spitzhörnchen. Nach den Berechnungen von Bradley & Hudson (1974) bedeutet bei *Tupaia glis* die starke Absenkung der Körpertemperatur bei Nacht eine Energieersparnis von mindestens 12 %; bei anderen Halbaffen dürfte der Effekt ähnlich groß sein.

Überschreitet die Stoffwechselreduktion aber ein bestimmtes Maß, dann müssen für die erzielten Spareffekte in der Energiebilanz Nachteile auf anderen Gebieten in Kauf genommen werden. Die Wärmebildung reicht dann nicht mehr aus, um ein konstant hohes Niveau der Körpertemperatur zu gewährleisten, wodurch u. a. das Bewegungsverhalten beeinträchtigt wird; die langsame Fortbewegung der Lorisidae läßt sich unter diesem Gesichtspunkt deuten. Nach den Beobachtungen von Charles-Dominique (1971) am Potto bringt die bedächtige Bewegungsweise aber auch Vorteile mit sich: möglicherweise wird dadurch Freßfeinden das Entdecken der Halbaffen erschwert. Der niedrige Stoffwechsel wirkt sich auch auf die Embryonalentwicklung aus: Obwohl die Halbaffen sehr lange Tragzeiten besitzen (beim Plumplori z. B. fast 6½ Monate), ist das Gewicht der Neugeborenen im Vergleich zum Gewicht der Mutter wesentlich niedriger als bei den simischen Primaten (Leutenegger, 1979).

Insgesamt erscheint der Wärme- und Energiehaushalt der Halbaffen als ein Kompromiß zwischen den Vorteilen einer konstant hohen Körpertemperatur einerseits und der andererseits damit verbundenen Notwendigkeit, eine hohe

Intensität des Stoffwechsels aufrecht zu erhalten. Daraus jedoch den Schluß zu ziehen, die bei einigen Arten labile Regulation der Körpertemperatur sei ein Zeichen für eine noch primitive, ursprüngliche Organisation der thermoregulatorischen Funktionen, ist nach dem gegenwärtigen Kenntnisstand nicht gerechtfertigt. Vielmehr ist anzunehmen, daß die thermoregulatorischen Fähigkeiten aller Halbaffen sehr gut an die Erfordernisse in den Lebensräumen der einzelnen Arten angepaßt sind. Dabei bestehen zwischen den Reaktionen der Galagos, die als vollkommen homoiotherm gelten können, und der Loris, die eine labilere Körpertemperatur aufweisen, nur graduelle Unterschiede; alle wesentlichen Merkmale einer homoiothermen Reaktion sind aber auch bei den Lorisidae vorhanden (Abb. 13).

In Anbetracht des tropischen Lebensraumes — wohl nur Senegal- und Riesengalago werden regelmäßig mit Temperaturen um oder unter dem Gefrierpunkt konfrontiert (Bearder & Doyle, 1974) — mutet es zunächst erstaunlich an, daß viele Halbaffen zwar in kalter Umgebung keine Probleme mit ihrer Temperaturregulation haben, aber gegenüber hohen Umgebungstemperaturen (über 35 ° C) doch sehr empfindlich sind. Erklären läßt sich dies mit der niedrigen basalen Wärmeproduktion, die die Halbaffen dazu zwang, sich eine gute thermische Isolation zu verschaffen, um die Wärmeverluste möglichst gering zu halten. Das dichte Fell wirkt sich unter Hitzebedingungen aber nachteilig auf die Abgabe überschüssiger Körperwärme aus. Hinzu kommt, daß viele Arten (wohl wegen der nächtlichen Lebensweise) keine effektive evaporative Kühlung durch Schweißdrüsen entwickelt haben.

Für den Plumplori mit seiner extrem niedrigen Wärmebildung ist daher trotz seiner tropischen Umwelt offenbar die Notwendigkeit, sich vor Wärmeverlusten zu schützen, größer als die Gefahr einer Überhitzung. Dieser Selektionsdruck führte schließlich zu einer Tiergestalt, deren Verbreitungsgebiet man eher in arktischen Regionen als im tropischen Regenwald vermuten würde. Dies zeigt noch einmal deutlich, daß gerade im Bereich der energieaufwendigen Regulation der Körpertemperatur eine Beurteilung der thermoregulatorischen Reaktionen nur unter Berücksichtigung zahlreicher biotischer und abiotischer Umweltfaktoren möglich ist. Man sollte daher auch bei den Halbaffen die mehr oder weniger perfekte Regulation der Körpertemperatur nicht als Indiz für stammesgeschichtliche Zusammenhänge betrachten, sondern die unterschiedlichen Leistungen wegen der großen Anpassungsfähigkeit des Energie- und Wärmehaushaltes mehr vor dem Hintergrund der ökologischen Bedingungen für die einzelnen Arten sehen, wobei phylogenetische Gesichtspunkte jedoch nicht außer Acht gelassen werden dürfen.

Dank

Prof. Dr. M. Goffart, Lüttich, und Prof. Dr. E. Kulzer, Tübingen, bin ich für die kritische Durchsicht des Manuskriptes und wertvolle Anregungen dankbar. Meiner Frau Ingrid danke ich für die Hilfe beim Schreiben der endgültigen Fassung.

Zusammenfassung

Es wird eine Übersicht gegeben über den gegenwärtigen Kenntnisstand in der Frage des Wärmehaushaltes bei prosimischen Primaten. In einzelnen Kapiteln werden die Regulation der Körpertemperatur und die basale Wärmebildung innerhalb der thermischen Neutralzone sowie die Reaktionen auf Kälte- bzw. Wärmebelastung dargestellt. Außerdem werden die Mechanismen der Temperaturregulation behandelt (Wärmebildung, evaporative Kühlung, Atemfrequenz, Sauerstoffpuls, Isolation durch das Haarkleid und durch Gegenstromwärmeaustausch, Verhalten) und auf das Auftreten lethargischer Zustände, die Energiebilanz und die Ontogenese der Temperaturregulation eingegangen. Abschließend wird versucht, auf Grund der bisher vorliegenden Untersuchungen an prosimischen und simischen Primaten eine Interpretation der phylogenetischen und ökologischen Grundlagen des Wärme- und Energiehaushaltes von Halbaffen zu geben.

Summary

The paper gives a survey over the present knowledge about the question of heat balance in prosimians. The various chapters deal with the regulation of body temperature and basal heat production within the thermoneutral zone and with the reactions to cold- and heat exposure. Additionally the mechanisms of temperature regulation are discussed (heat production, evaporative cooling, breathing rate, oxygen pulse, insulation through fur and countercurrent heat-exchange, behaviour) as well as the occurrence of lethargic states, energy balance and the ontogeny of temperature regulation. Finally an attempt is made to interpret the phylogenetic and ecological relations of the heat and energy balance of prosimians on the basis of the present investigations in prosimian and simian primates.

Literaturverzeichnis

Andriantsiferana, R., & T. Rahandraha (1973a): Contribution à l'étude de la biologie de *Microcebus murinus* élevé en captivité. — C. r. Acad. Sci. (Paris), Sér. D, 277: 1787—1790.

— & — (1973b): Variations saisonnières de la température centrale du Microcèbe (*Microcebus murinus*). — C. r. Acad. Sci. (Paris), Sér. D, 277: 2215—2218.

— & — (1974): Effets du séjour au froid sur le Microcèbe (*Microcebus murinus*, Miller 1777). — C. r. Acad. Sci. (Paris), Sér. D, 278: 3099—3102.

Aoki, T. (1962): The skin of primates. IX. Observations on the functional activity of the sweat glands in the *Nycticebus coucang* and *Perodicticus potto*. — J. invest. Derm. 39: 115—122.

Bearder, S.K., & G.A. Doyle (1974): Ecology of bushbabies *Galago senegalensis* and *Galago crassicaudatus*, with some notes on their behaviour in the field. — In: Martin, R.D., G.A. Doyle & A.C. Walker (Hrsg.): Prosimian biology, 109—130. Duckworth, London.

Bourlière, F., J.J. Petter & A. Petter-Rousseaux (1956): Variabilité de la température centrale chez les lémuriens. — Mém. Inst. sci. Madagascar, Sér. A, 10: 303—304.

— & A. Petter-Rousseaux (1953): L'homéothermie imparfaite de certains Prosimiens. — C. r. Soc. Biol. 147: 1594—1595.

— & — (1966): Existence probable d'un rythme métabolique saisonnier chez les Cheirogaleinae (Lemuroidea). — Folia primatol. 4: 249—256.

Bradley, S.R., & J.W. Hudson (1974): Temperature regulation in the tree shrew *Tupaia glis*. — Comp. Biochem. Physiol. 48 A: 55—60.

Brown, A.E. (1909): The tuberculin test in monkeys: with notes on the temperature of mammals. — Proc. zool. Soc. Lond. 6: 81—90.

Bruhn, J.M. (1934): The respiratory metabolism of infrahuman primates. — Am. J. Physiol. 110: 477—484.

Cartano, A. (1981): Der Einfluß des Feuchtegehaltes der Luft auf die Temperaturregulation beim Plumplori (*Nycticebus coucang*, Boddaert 1785) und Riesengalago (*Galago crassicaudatus*, Geoffroy 1812) bei mittleren und hohen Umgebungstemperaturen. — Staatsexamensarbeit, Tübingen.

Chaffee, R.R.J., W.C. Kaufmann, C.H. Kratochvil, M.W. Sorenson, C.H. Conaway & C.C. Middleton (1969): Comparative chemical thermoregulation in cold- and heat-acclimated rodents, insectivores, protoprimates, and primates. — Fedn Proc. Fedn Am. Socs exp. Biol. 28: 1029—1034.

—, J.C. Roberts, C.H. Conaway, M.W. Sorenson & W.C. Kaufmann (1970): Comparative effects of temperature exposure on mass and oxidative enzyme activity of brown fat in insectivores, tupaiads and primates. — Lipids 5: 23—29.

Charles-Dominique, P. (1971): Eco-éthologie des prosimiens du Gabon. — Biologica gabonica 7: 121—228.

— (1972a): zitiert in Hildwein & Goffart (1975) als persönliche Mitteilung.

— (1972b): Ecologie et vie sociale de *Galago demidovii* (Fischer 1808; Prosimii). — Fortschritte der Verhaltensforschung, Heft 9: 7—41. Parey, Berlin & Hamburg.

— (1977): Ecology and behaviour of nocturnal primates. — Duckworth, London.

— & R.D. Martin (1970): Evolution of lorises and lemurs. — Nature 227: 257—260.

Chevillard, M.-Ch. (1976): Capacités thermorégulatrices d'un lémurien malgache, *Microcebus murinus* (Miller, 1777). — Dissertation, Paris VII.

Dobler, H.-J. (1973): Untersuchungen über die Temperaturregulation des Galago, *Galago senegalensis moholi* (Smith, 1839). — Staatsexamensarbeit, Tübingen.

— (1976): Development of thermoregulation in the newborn lesser bushbaby (*Galago senegalensis moholi*, Smith 1839). — Experientia 32: 194—195.

— (1978): Untersuchungen über die Temperatur- und Stoffwechselregulation von Galagos (Lorisiformes: Galagidae). — Dissertation, Tübingen.

— (1982): Temperaturregulation und Sauerstoffverbrauch beim Senegal- und Zwerggalago [*Galago senegalensis*, *Galago (Galagoides) demidovii*]. — Bonn. zool. Beitr. 33: 33—59.

Eisentraut, M. (1956a): Der Winterschlaf mit seinen ökologischen und physiologischen Begleiterscheinungen. — Fischer, Jena.

— (1956b): Temperaturschwankungen bei niederen Säugetieren. — Z. Säugetierk. 21: 49—52.

— (1960): Heat regulation in primitive mammals and in tropical species. — Bull. Mus. comp. Zool. 124: 31—42.

— (1961): Beobachtungen über den Wärmehaushalt bei Halbaffen. — Biol. Zbl. 80: 319—325.

Ellis, A.E., & W. Montagna (1963): The sweat glands of the Lorisidae. — In: Buettner-Janusch, J. (Hrsg.): Evolutionary and genetic biology of primates, Vol. 1, 197—228. Academic Press, London.

Fox, H. (1923): The temperature of monkeys. — In: Diseases in captive wild mammals and birds, 520—528. Lippincott, Philadelphia.

Goffart, M. (1977): Hypométabolisme chez *Aotus trivirgatus* (Primates, Platyrhini, Cebidae). — C. r. Soc. Biol. 171: 1149—1152.

—, B. Canguilhem, G. Hildwein & J. Juchmès (1978): The sympathico-adrenomedullary system and non-shivering thermogenesis in *Perodicticus potto* (Prosimii, Lorisidae, Lorisinae). — Comp. Biochem. Physiol. 61 C: 189—201.

Grandidier, G. (1902): Madagascar au début du 20ième siècle, 157—215. — Paris. Zitiert in Eisentraut (1956a).

Herreid, C.F., & B. Kessel (1967): The thermal conductance in birds and mammals. — Comp. Biochem. Physiol. 21: 405—414.

Hildwein, G. (1972): Métabolisme énergétique de quelques mammifères et oiseaux de la forêt équatoriale. II. Résultats expérimentaux et discussion. — Archs. Sci. physiol. 26: 387—400.

— & M. Goffart (1975): Standard metabolism and thermoregulation in a prosimian *Perodicticus potto*. — Comp. Biochem. Physiol. 50 A: 201—213.

Hiley, P.G. (1976): The thermoregulatory response of the galago (*Galago crassicaudatus*), the baboon (*Papio cynocephalus*) and the chimpanzee (*Pan satyrus*) to heat stress. — J. Physiol., Lond., 254: 657—671.

Kaudern, W. (1914): Einige Beobachtungen über die Zeit der Fortpflanzung der madegassischen Säugetiere. — Ark. Zool. 9: 1—22.

Kleiber, M. (1961): The fire of life. — Wiley, New York.

Le Maho, Y., M. Goffart, A. Rochas, H. Felbalbel & J. Chatonnet (1981): Thermoregulation in the only nocturnal simian: the night monkey *Aotus trivirgatus*. — Am.J. Physiol. 240: R156—R165.

Leutenegger, W. (1979): Evolution of litter size in primates. — Am. Nat. 114: 525—531.

Maréchal, G., M. Goffart, M. Reznik & M.A. Gerebtzoff (1976): The striated muscels in a slow-mover, *Perodicticus potto* (Prosimii, Lorisidae, Lorisinae). — Comp. Biochem. Physiol. 54 A: 81—93.

Martin, R.D. (1968): Reproduction and ontogeny in tree-shrews (*Tupaia belangeri*), with reference to their general behaviour and taxonomic relationships. — Z. Tierpsychol. 25: 409—495, 505—532.

— (1972): A preliminary field-study of the lesser mouse lemur (*Microcebus murinus* J.F. Miller 1777). — Fortschritte der Verhaltensforschung, Heft 9: 43—89. Parey, Berlin & Hamburg.

McNab, B.K. (1974): The energetics of endotherms. — Ohio J. Sci. 74: 370—380.

— (1978): Energetics of arboreal folivores: physiological problems and ecological consequences of feeding on an ubiquitous food supply. — In: Montgomery, G.G. (Hrsg.): Ecology of arboreal folivores, 153—162. Smithsonian Institution, Washington, D.C.

— (1979): Climatic adaption in the energetics of heteromyid rodents. — Comp. Biochem. Physiol. 62 A: 813—820.

Milton, K., T.M. Casey & K.K. Casey (1979): The basal metabolism of mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*). — J. Mamm. 60: 373—376.

Montagna, W., & A.E. Ellis (1963): New approaches to the study of the skin of primates. — In: Buettner-Janusch, J. (Hrsg.): Evolutionary and genetic biology of primates, Vol. 1, 179—196. Academic Press, London.

Morrison, P. (1960): Some interrelations between weight and hibernation function. — In: Lyman, C.P., & A.R. Dawe (Hrsg.): Mammalian hibernation, 75—91. — Bull. Mus. comp. Zool. Harv.

— & E.H. Middleton (1967): Body temperature and metabolism in the pygmy marmoset. — Folia primatol. 6: 70—82.

Müller, E.F. (1975): Temperature regulation in the slow loris. — Naturwissenschaften 62: 140—141.

— (1977): Energiestoffwechsel, Temperaturregulation und Wasserhaushalt beim Plumplori (*Nycticebus coucang*, Boddaert 1785). — Dissertation, Tübingen.

— (1979): Energy metabolism, thermoregulation and water budget in the slow loris (*Nycticebus coucang*, Boddaert 1785). — Comp. Biochem. Physiol. 64 A: 109—119.

— (1981): Heart rate in the slow loris (*Nycticebus coucang*): Daily variation and effects of ambient temperature. — 3rd ESCPB Congress (Abstracts). Pergamon Press, Oxford.

— (1982): Heart rate in the slow loris (*Nycticebus coucang*): Daily variation, effects of ambient temperature and role for oxygen transport in blood. — Folia primatol. 38: 250—258.

— & H. Jaksche (1980): Thermoregulation, oxygen consumption, heart rate and evaporative water loss in the thick-tailed bushbaby (*Galago crassicaudatus* Geoffroy, 1812). — Z. Säugetierk. 45: 269—278.

—, J.M.Z. Kamau & G.M.O. Maloiy (1983): A comparative study of basal metabolism and thermoregulation in a folivorous (*Colobus guereza*) and an omnivorous (*Cercopithecus mitis*) primate species. — Comp. Biochem. Physiol. 74 A: 319—322.

Nelson, L.E., & C.W. Asling (1962): Metabolic rate of tree-shrews (*Urogale everetti*). — Proc. Soc. exp. Biol. Med. 109: 602—604.

Nakayama, J., T. Hori, T. Nagasaka, H. Tokura & E. Tadaki (1971): Thermal and metabolic responses in Japanese monkey at temperatures 5—38 ° C. — J. appl. Physiol. 31: 332—337.

Perret, M. (1972): Recherches sur les variations des glandes endocrines, et en particulier de l'hypophyse, au cours du cycle annuel, chez un lémurien malgache *Microcebus murinus* (Miller, 1777). — Mammalia 36: 482—516.

— (1978): Variations in oxygen consumption of Demidoff's bushbaby (*Galago demidovii*, Lorisidae, Primates) in captivity. — J. comp. Physiol. 126: 241—248.

Rudd, R.L. (1966): Body temperatures of Malaysian rain forest mammals. — Pacif. Sci. 20: 472—476.

Russell, R.J. (1974/75): Body temperatures and behavior of captive Cheirogaleids. — In: Tattersall, I., & R.W. Sussman (Hsrg.): Lemur biology, 193—206. Plenum Press, New York & London.

Seitz, E. (1967): Untersuchungen zur Aktivitätsrhythmik dunkelaktiver Halbaffen der Unterfamilie Lorisinae (Flower et Lydekker, 1891). — In: Starck, D., R. Schneider & H.-J. Kuhn (Hrsg.): Neue Ergebnisse der Primatologie, 1st Congress of the International Primatological Society, 322—326. Fischer, Stuttgart.

Stitt, J.T., & J.D. Hardy (1971): Thermoregulation in the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). — J. appl. Physiol. 31: 48—54.

Suckling, J.A. (1969): The retia mirabilia of *Perodicticus potto*. A functional study. — Dissertation, University of East Africa.

— & E.E. Suckling (1971): Bio-telemetry of the skin and subdermal temperature of the prosimian *Perodicticus potto*. — In: Kao, F.F., K. Koizumi & M. Vassale (Hrsg.): Research in physiology, a liber memoralis in honour of Professor Chandler McCuskey Brooks, 661—672. Aulo Gaggi, Bologna.

—, — & A. Walker (1969): Suggested function of the vascular bundles in the limbs of *Perodicticus potto*. — Nature 221: 379—380.

Tsuji, K., T. Tatsumi & S. Tominaga (1981): Diurnal fluctuation of the body temperature in the tree shrew (*Tupaia glis*). — In: Matsumoto, G., & H.P. Kimmich (Hrsg.): Proceedings of the 5th International Symposium on Biotelemetry, 103—106. Sapporo, Nijmegen.

Vincent, F. (1978): Thermoregulation and behaviour in two sympatric galagos: An evolutionary factor. — In: Chivers, D.J., & K.A. Joysey (Hrsg.): Recent advances in primatology, Vol. III, Evolution, 181—187. Academic Press, London.
Walker, A. (1970): Post-cranial remains of the miocene Lorisidae of East Africa. — Am. J. phys. Anthrop. 33: 249—261.
Wägele, M. (1977): Jugendentwicklung des Verhaltens bei *Galago senegalensis moholi*. — Staatsexamensarbeit, Tübingen.
Weidholz, A. (1932): Bemerkungen zum Sommerschlaf der Zwerglemuren. — Zool. Gart. 5: 282—285.
Weigold, H. (1979): Körpertemperatur, Sauerstoffverbrauch und Herzfrequenz bei *Tupaia belangeri* Wagner, 1841 im Tagesverlauf. — Z. Säugetierk. 44: 343—353.
Welker, C. (1977): Zur Aktivitätsrhythmik von *Galago crassicaudatus* E. Geoffroy, 1812 (Prosimiae; Lorisiformes; Galagidae) in Gefangenschaft. — Z. Säugetierk. 42: 65—78.
Whittow, G.C., & E. Gould (1976): Body temperature and oxygen consumption of the pentail tree shrew (*Ptilocercus lowii*). — J. Mammal. 57: 754—756.
—, Lim Boo Liat & D. Rand (1977b): Body temperature and oxygen consumption of two Malaysian prosimians. — Primates 18: 471—474.
—, C.A. Scammell, J. Kamala Manuel, D. Rand & M. Leong (1977a): Temperature regulation in a hypometabolic primate, the slow loris (*Nycticebus coucang*). — Archs int. Physiol. Biochim. 85: 139—151.
Wislocki, G.B. (1933): Location of the testes and body temperature in mammals. — Quart. Rev. Biol. 8: 385—396.
Yousef, M.K., R.R.J. Chaffee & H.D. Johnson (1971): Oxygen consumption of tree shrews: Effects of ambient temperatures. — Comp. Biochem. Physiol. 38 A: 709—712.

Anschrift des Verfassers: Dr. E.F. Müller, Institut für Biologie III der Universität Tübingen, Abteilung Physiologische Ökologie, Auf der Morgenstelle 28, D-7400 Tübingen.